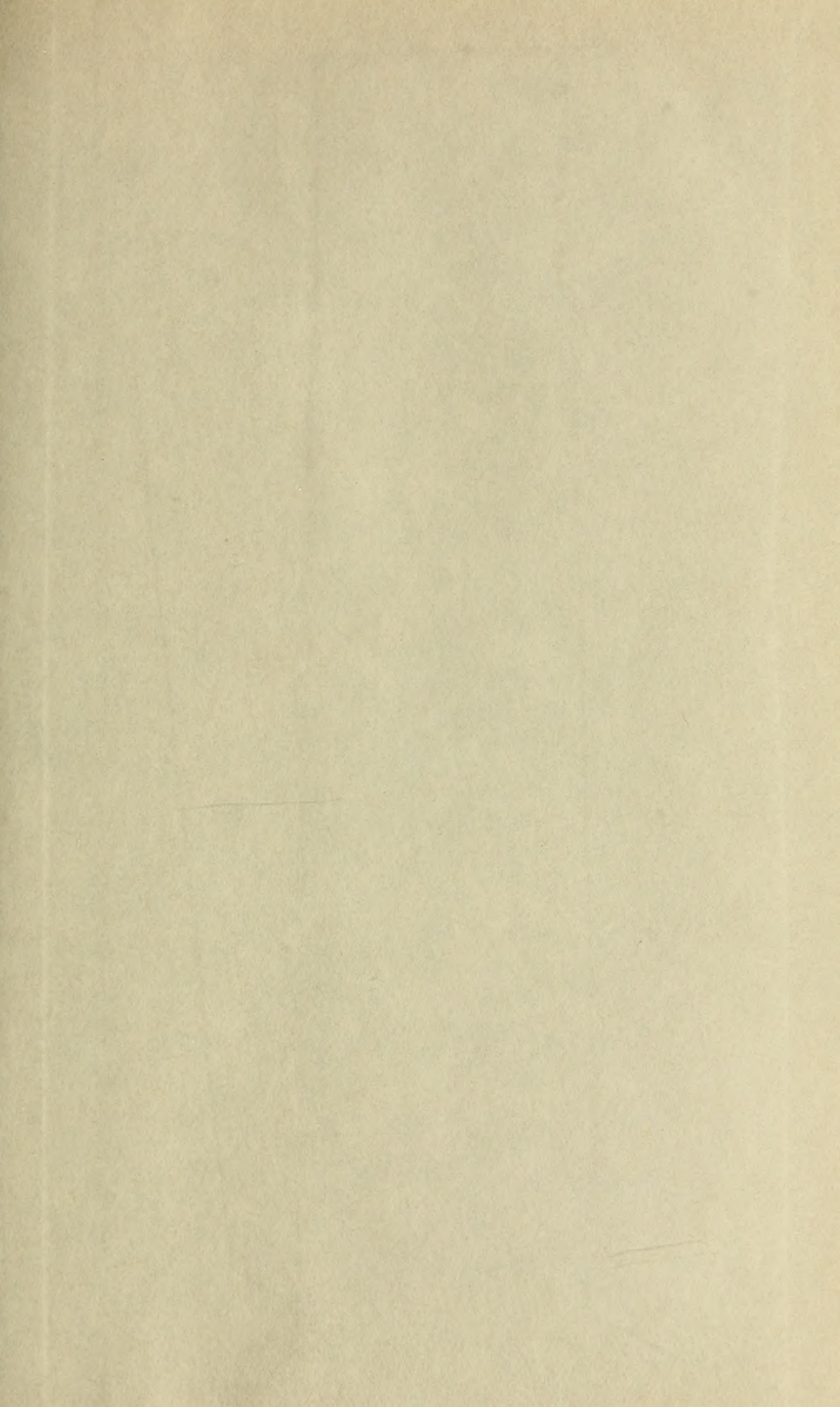
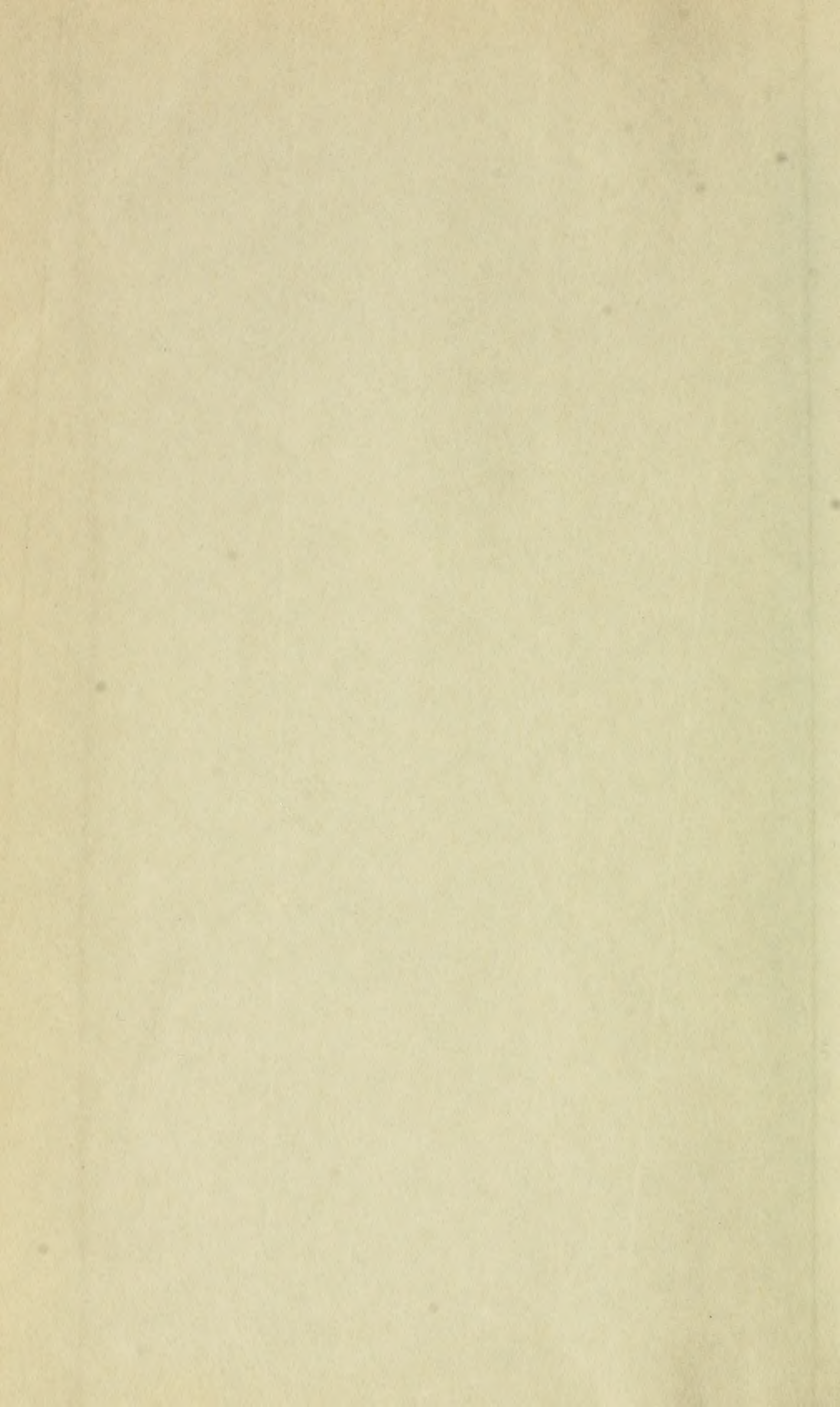
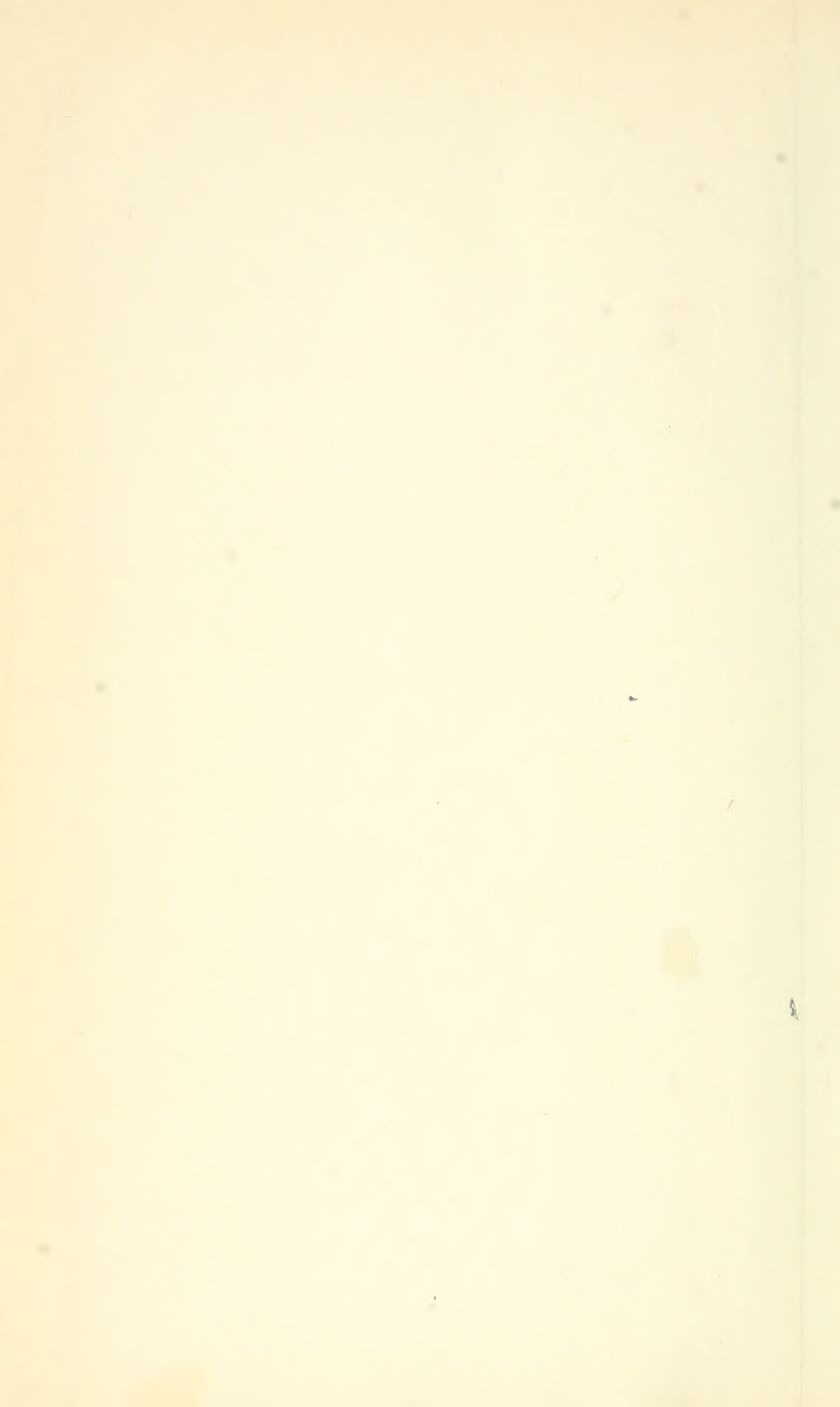












Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Achtundvierzigster Band.

Neue Folge: Einundvierzigster Band.

Mit 26 Tafeln und 200 Abbildungen im Text.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1912.

Inhalt.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA.

ACHTUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, EINUNDVIERZIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 7 TAFELN UND 60 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 18 MARK



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 5. Juni 1912.

Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren.

Von

Hermann Bär, Hausen a. A.

Mit Tafel I—VI und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

„Das Herz der Apterygoten" sollte ursprünglich Gegenstand meiner Untersuchungen sein. Diese Aufgabe erwies sich aber bald als zu weit gefaßt. Wollte ich etwas Gründlicheres, Abgeschlossenes leisten, mußte ich mich auf eine Abteilung dieser flügellosen Insekten beschränken und nur deren Rückengefäß studieren. Meine Wahl fiel auf die Machiloidea, eine Gruppe der Thysanuren. Über das Organ der Blutbewegung dieser Tiere liegt noch keine ausführliche Arbeit vor. Es war also noch Aussicht, Neues finden zu können. Dann konnte ich mir Vertreter dieser Gruppe verhältnimsäßig leicht und beinahe jederzeit in genügender Zahl verschaffen. Zu genauerer Beobachtung hielt ich mir solche Tiere während meines ganzen Studiums lebend in großen offenen Glasbehältern. Ob die Literatur zur Aufklärung über die Verhältnisse bei anderen Insekten und Tiergruppen genügend zu rate gezogen worden sei, mag das Verzeichnis am Schlusse dieser Arbeit zeigen.

Eine Abteilung, die so wenig untersucht ist wie die hier in Frage kommende, ist für die Wissenschaft in allen Punkten interessant. Ich glaube daher wohl berechtigt zu sein, in einem ersten Teil Mitteilungen und Beobachtungen allgemeiner Art zu bringen; der zweite Teil dagegen soll sich speziell mit dem Rückengefäß der Machiloideen befassen.

Literatur.

Eine größere Arbeit wie die von ESCHERICH (33) über die Lepismatiden ist bis jetzt über die Machiloideen nicht erschienen. Das Genus Machilis ist fast immer nur in Verbindung mit anderen

Thysanuren und mit Kollembolen behandelt worden. Als Hauptarbeiten sind zu nennen: OUDEMANS (95), GRASSI (54) und WILLEM (135); ein älteres Werk ist das von LUBBOCK (91). Dabei drehte sich die Frage sehr oft zur Hauptsache um die systematische Stellung von Machilis, so z. B. in beiden Arbeiten von GRASSI und ROVELLI (56, 57) und in allen von SILVESTRI (113—117) zitierten. Eine schöne Farbenstudie nebst einigen neuen Arten bringt GIARDINA (48). Das neueste System der Machiloideen stellt VERHOEFF (130) auf. Er macht uns zudem in klarer Weise mit den nachembryonalen Entwicklungsstufen dieser Tiere bekannt. Kopfteile, Beine usw. behandeln namentlich BÖRNER (6—12), HANSEN (64), HOLMGREN (78) und andere. Die Abdominalanhänge (Bläschen und Styli) bespricht und zeichnet HAASE (62) gut. Ergebnisse ausführlicher Studien über die Zusammensetzung des Kopfes, Beschaffenheit dessen Teile, der Thoraxbeine, der Abdominalsternite und ihrer Anhänge, vorwiegend der äußeren Genitalteile, veröffentlicht VERHOEFF (125—130). Mehr vergleichend und nur gestützt auf OUDEMANS werden die Mundteile von Machilis durch v. STUMMER-TRAUNFELS (119) beschrieben. Über den Bau der zusammengesetzten Augen sprechen GRASSI (55) und SEATON (112). Eine klare Beschreibung erfahren die Kopfdrüsen durch BRUNTZ (13—16). LÉCAILLON (87) weiß Näheres über die Beschaffenheit und die postembryonale Entwicklung des Ovariums. BECKER (1) ergänzt durch wenige, aber wichtige Daten die Arbeit OUDEMANS, leider ohne Zeichnungen und weitere Ausführungen. Arbeiten über embryologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen lieferten bis anhin nur HEYMONS (68, 69, 74), HELENE und RICHARD HEYMONS (72) und VERHOEFF (130). JOURDAIN (81) [RIDLEY?[1])] haben Mitteilungen allgemeiner Art zu machen. Über fossile Machilisarten berichtet das große Werk von HANDLIRSCH (63). Ein sehr reiches und wertvolles Material über die Gesamtorganisation von Machilis finden wir bei GRASSI (55).

Die ausführlichste und schönste Gesamtarbeit über Machilis verdanken wir jedoch OUDEMANS (95)[2]). Machilis maritima (Latr.) bildet darin den Ausgangspunkt für vergleichende Studien

---

1) RIDLEY?, A new species of Machilis, Entom. Monthly, Mag., vol. XVII, Jahr?

2) Herr Prof. Dr. OUDEMANS konnte mir die Spezies Machilis maritima, um die ich ihn bat, nicht zuschicken, weil sich ihr Standort geändert habe; ich danke ihm angelegentlichst für seine Liebenswürdigkeit, mit der er mir Auskunft erteilte.

an Thysanuren und Kollembolen; sämtliche Zeichnungen beziehen sich auf genanntes Tier. In besonderen Kapiteln werden beschrieben: Äußere Körperform, Integument, Ausstülpbare Bläschen, Nervensystem, Sinnesorgane, Ernährungssystem, Organe der Blutbewegung, Atmungsorgane, Geschlechtsorgane, Verbreitung und Lebensweise. Jedem Kapitel folgt eine kurze, der ganzen Arbeit eine längere allgemeine Zusammenfassung. Wenn spezielle Untersuchungen, auf einzelne Organe oder Organsysteme beschränkt, bessere Methoden und Hilfsmittel vielleicht für einzelne Teile andere Ergebnisse zeitigen, so wird das durch OUDEMANS Gebotene doch nie seinen Wert verlieren.

Die älteren Forscher glaubt der Verfasser im Verzeichnis nicht berücksichtigen zu müssen und zwar nicht aus Unkenntnis oder Verkennung ihrer Arbeiten, sondern weil Angaben darüber so ziemlich bei allen jüngeren Autoren zu treffen sind. Es darf besonders auf die Literaturlisten von v. DALLA TORRE (30), OUDEMANS (95) und PROWAZEK (106) verwiesen werden.

Eine bedeutend reichere Literatur als über die Machiloideen existiert über die Kollembolen; sie erstreckt sich bereits über alle Organe, über Systematik, Topographie, Histologie, Embryologie usw. dieser Tiere. In dem Literaturverzeichnis wurden nur wenige aber wichtige Arbeiten aufgenommen; ihrer soll an zutreffenden Stellen vorliegender Arbeit selbst erwähnt werden; dies geschieht auch mit Autoren, die über andere Tiere als nur Apterygoten gearbeitet haben und deren Resultate zur Vergleichung und Belehrung herbeigezogen wurden.

I. Teil.

Mitteilungen und Beobachtungen allgemeiner Art über die Machiloideen.

1. Über die Systematik der Machiloideen.

Bis vor einigen Jahren waren die Machiloideen nur in wenigen Vertretern bekannt; sie wurden alle als ebensoviele Arten wie Vertreter zum Genus Machilis zusammengefaßt. Noch im Jahre 1890 bringen GRASSI und ROVELLI (57) folgende Einteilung der Ordnung der Thysanuren:

Famiglia 1ª Campodeadae (LUBBOCK),
„ 2ª Japygidae (LUBBOCK),
„ 3ª Machilidae (GRASSI),
„ 4ª Lepismatidae (BURMEISTER).

Wichtig für uns ist die Bemerkung unter II° Generi:

Alle Famiglie 1ª, 2ª, 3ª corrisponde un sol genere. Es werden nach Länge der Antennen und der Mittelcerce, nach Thorakalbuckel, Augen, Schuppen und Rückenzeichnung als besondere Arten und Varietäten beschrieben:

Machilis italica (GRASSI), Machilis polipoda (LINEO), Machilis polipoda var. fasciata (GRASSI, ROVELLI), Machilis Targionii (GRASSI), Machilis cylindrica (GEOFFROY) und Machilis cylindrica var. fasciola (Sinonimo Machilis fasciola Nicolet). (Siehe auch die kurze Charakteristik, die noch 1900 WILLEM (135) von dem Genre Machilis gibt).

Auf die gleiche Weise bestimmt GIARDINA (47) als neue Arten: Machilis sicula, Machilis sicula var. minuscola, Machilis aureus, Machilis Kleinenbergi, Machilis Grassii. Er bestreitet aber den generischen Wert, den GRASSI den schwarzen Flecken auf Tergit III und VI des Abdomens beilegt, da er letztere bei Machilis Kleinenbergi z. B. nicht findet; er möchte vielmehr eine vom Kopf nach Hinterende verlaufende, ziemlich parallele Streifung im Schuppenkleid als Ausgangsstadium für die verschiedenen Zeichnungen ansehen.

SILVESTRI (113—117) bedient sich zur Bestimmung seiner Genera und Arten nicht der Schuppenfärbung, sondern er legt seiner Einteilung morphologische Merkmale zugrunde, wie Form und Größe der sternalen Teile des Abdomens und namentlich der Genitalanhänge (Ovipositoren und Penis), sowie der Thoraxbeine und ihrer Glieder. Dadurch gelangt er zu folgenden Gattungen:

Genus Petrobius Leach
„ Machilis L.
„ Praemachilis Silv.
„ Machiloides Silv.
„ Meinertellus Silv.
„ Machilinus Silv.
„ Allomachilis Silv.
„ Graphitarsus Silv.

SILVESTRI macht also einen entscheidenden Schritt vorwärts, indem er mehrere Genera schafft und einzelnen davon

bereits verschiedene Spezies zuweist; darunter befinden sich auch schon Vertreter außereuropäischer Länder. VERHOEFF (130) macht aber mit Recht auf das Unhaltbare des Genus Machilinus aufmerksam; nach seinen und HEYMONS (74) Befunden und auch nach meinen eigenen Beobachtungen sind die dafür gegebenen charakteristischen Merkmale einfach solche nicht vollkommen erwachsener Machiliden.

Mit Freuden wird der Systematiker die sorgfältigen und gründlichen „Aufsätze" von VERHOEFF (130) begrüßen; sie geben ihm eine Fülle von vergleichendem Material an die Hand. Ähnlich wie SILVESTRI gebraucht obiger Verfasser morphologische Kennzeichen, doch in viel weitgehenderem Maße. Mit Hilfe derer ließen sich meine Exemplare ohne Schwierigkeit den Teutoniden und Machiliden in seinem System einreihen.

VERHOEFFS System gestaltet sich folgendermaßen:

Machiloidea.

I. Familie **Meinertellidae:**
- 1. Unterfam. Allomachilinae
- 2. „ Meinertellinae.

II. Familie **Teutoniidae:**
- Genus 1. Teutonia
- „ 2. Praemachilis.

III. Familie **Machilidae:**
- 1. Unterfam. Halomachilinae
  - Genus 3. Halomachilis
- 2. Unterfam. Machilinae
  - Genus 4. Berlesilis
  - „ 5. Coryophthalmus
  - „ 6. Trigoniophthalmus
  - „ 7. Lepismachilis
  - „ 8. Machilis.

In vorliegender Arbeit kann begreiflicherweise nicht auf die systematischen Details eingegangen werden; es soll genügen, die allerwichtigsten der durch VERHOEFF (130) festgestellten Familien- und Gattungsmerkmale, und nur so weit sie für die hier verwendeten Tiere in Betracht kommen, hervorzuheben.

Gemeinsame Merkmale für die Familien der Teutoniidae und Machilidae:

Sternite, des 2.—7. Abdominalsegmentes als große Dreiecke zwischen Coxite geschoben, „gewöhnlich bis zur halben Länge derselben oder noch darüber hinaus".

II. Familie **Teutoniidae** (Verhoeff):

„1.—7. Abdominalsegment mit je ein Paar Koxalsäcken, Antennengeißel im Grunddrittel auffallend dick“, „Körper sehr reichlich und dicht beschuppt“, „hintere Ozellen meistens rund“.

Teutonia: „Hintere Ozellen rundlich, so weit voneinander gerückt, daß sie dem unpaaren Ozellen näher stehen als einander usw.“ (Taf. I, Fig. 1 u. 3, Fig. 2?).

III. Familie **Machilidae** (Verhoeff):

Ein Teil der Abdominalsegmente zwei Paar Koxalsäcke und zwar 2.—4. oder 2.—5. oder 2.—6. Segment. Hintere Ozellen niemals rund, meistens stark in die Quere gezogen.

Gemeinsame Merkmale für Trigoniophthalmus, Lepismachilis und Machilis:

„2.—5. Abdominalsegment mit je zwei Paar Koxalsäcken.“

Gemeinsame Merkmale für Trigoniophthalmus und Lepismachilis:

Ovipositoren dünn und schwach, „ohne Grabklauen und Gruppen quer zusammengedrängter Sinnesstifte; Antennen weniger lang usw.“

Trigoniophthalmus n. g.: Ovipositoren von den Koxiten des 9. Abdominalsegmentes ganz bedeckt. Hintere Ozellen annähernd dreieckig, nur vor den inneren Teilen der Augen gelegen usw. (Taf. I, Fig. 4*a*, *b*).

Lepismachilis n. g.: Ovipositoren ein beträchtliches Stück über das Ende der Koxite des 9. Abdominalsegmentes hinausragend; hintere Parameren 1 + 6 oder 1 + 7gliedrig. Hintere Ozellen stark in die Quere gestreckt, sich vor den ganzen Augen hinziehend usw. (Taf. I, Fig. 5*a*—*f*).

Machilis s. str. (Verhoeff): Ovipositoren lang, breit und kräftig, mit starken Grabklauen; reichen immer weit über die hinteren Enden der Koxite des 9. Abdominalsegmentes hinaus. Hintere Ozellen stets vor den Augen stark in die Quere gezogen. Parameren länglich, die hinteren 1—5 bis 1—7gliederig. Antennen sehr lang usw. (Taf. I, Fig. 6—8).

Nach Verhoeff[1]) hat die Zeichnung und Beschuppung dieser Tiere für eine wissenschaftliche Systematik nur sehr neben-

1) An dieser Stelle möchte ich Herrn Dr. K. Verhoeff verbindlichst danken für seine geschätzte Auskunft und die freundliche

sächlichen Wert, da es sehr ähnlich gezeichnete, aber doch morphologisch höchst verschiedene und umgekehrt recht abweichend gezeichnete, aber morphologisch übereinstimmende Tiere gebe. Meine Beobachtungen, die sich allerdings nur auf schweizerische „Felsenspringer" erstrecken, decken sich damit nicht. Wenn die alten Forscher zu ausschließlich das Schuppenkleid zu ihren Bestimmungen benützten, dürfte meiner Ansicht nach VERHOEFF in der vollständigen Vernachlässigung desselben wieder zu weit gehen. Ich gebe gerne zu, daß man mit den älteren Beschreibungen meist nicht viel anfangen kann, weil es schlechterdings unmöglich ist, mit Worten die Eigenheiten der Bekleidung dieser Tierchen wiederzugeben; weit bessere Dienste leisten sicher exakte Zeichnungen, wie ich solche in Taf. I darzustellen suchte. Ich habe da allerdings den Hauptwert auf eine genaue Wiedergabe der Rückenzeichnung gelegt, während die morphologischen Merkmale nicht so zu Rechte kommen, wie dies VERHOEFF wohl wünschen möchte. Doch bestätigt die Taf. I sicher die Wahrheit des Satzes: Morphologisch verschiedene Tiere unterscheiden sich auch in der Zeichnung der Schuppen oder umgekehrt: Tiere, die eine abweichend gezeichnete Schuppenbekleidung haben, sind auch morphologisch verschieden.

Wenn die Tiere in der Schuppenfärbung sich sehr nahe stehen, differieren sie auch morphologisch nur sehr wenig; in solchen Fällen kann vielleicht gerade das Schuppenkleid für Auseinanderhaltung von Arten, zum mindesten von Varietäten willkommen sein. Übrigens muß auch VERHOEFF in seinem System Färbung der Koxen und anderer Beinglieder, ferner dichte Beschuppung berücksichtigen; sind dies bestimmende Merkmale, warum denn die typischen Zeichnungen im Schuppenkleid nicht? Ist es nicht bemerkenswert, daß die markanten schwarzen paarigen Flecken auf III. und VI. Tergite sowohl bei der unbeschuppten Larve als auch beim alten Tier, das aus irgend einem Grunde die Schuppen verloren hat, durch Pigment schon im Chitin vorgezeichnet sind?

Zustellung seiner „Aufsätze". Ich bedauere nur, daß Herr Dr. K. VERHOEFF infolge dringender anderer Arbeiten nicht die Zeit fand, mir meine Tiere (auch nach der Art) zu bestimmen. Sein Versprechen, mir dies später zu besorgen, nehme ich dankbar an; so wird er Gelegenheit bekommen, einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der Machiloideae bringen zu können.

Ich möchte hier noch darauf aufmerksam machen, wie leicht sich die eigentlichen Machilisarten infolge ihrer rötlich gefärbten hinteren Ozellen und ihrer graubraunen Facettenaugen von den dunkeläugigen anderen Gattungen trennen lassen, wenigstens bei den mir bekannten Machiliden.

Von den Tieren meiner Arbeit genügt es, zu wissen, welcher Gattung sie angehören; eine genauere Bestimmung auch nach der Art ist für das Studium des Rückengefäßes ohne Belang.

2. Vorkommen und Verbreitung der Machiloideen.

Die vom Verfasser in verschiedenen Gegenden der Schweiz gefundenen Machiloideen lassen sich geographisch nicht unbedingt einem bestimmten Gebiet zuweisen. Teutoniden und Machilisarten halten sich sehr oft an den gleichen Orten auf; erstere sind jedoch selten so zahlreich wie die letzteren und bisweilen wurden sie an derselben Stelle das eine Mal getroffen, das andere Mal nicht.

Tiere, wie Taf. I in Fig. 2 sie zeigt, wurden kaum 10 Stück westlich von Dombresson im Val de Ruz, ein ganz junges Exemplar auf der Lägern gefangen; dessen ungeachtet können sie weiter verbreitet vorkommen, da sie tief unter den Steinen in unmittelbarer Nähe des Grundes leben. Ziemlich häufig begegnet man der Teutoniaart (Taf. I, Fig. 3), so im Neuenburger Jura, auf dem Kerenzerberg am Walensee, in der Umgegend von Chateau-d'Oex, mit Vorliebe an Wegmauern, doch auch in Steinhaufen; bei Les Granges, Chateau-d'Oex fand ich sie recht zahlreich zusammen mit Trigoniophthalmus(?) (Verhoeff), wo hingegen keine Machilisart zu erblicken war. Trigoniophthalmus(?) (Verhoeff) (Taf. I, Fig. 4), wurde außer an soeben genannten Örtlichkeiten am linken und rechten Ufer des Walensees, meist an schattigen und infolgedessen feuchten Plätzen, sogar unter Steinen im Walde, gesammelt. Wie vorsichtig man in Schlüssen über Vorkommen oder Nichtvorkommen der Machiloideen an gewissen Orten sein muß, beweist gerade diese Art. Im Sommerhalbjahr 1909 kam sie mir nach mehreren Exkursionen ins gleiche Sammelgebiet erst im Oktober zu Gesicht, zu einer Zeit, da von der Machilisart (Taf. I, Fig. 8) nur vollkommen ausgewachsene Weibchen zu finden waren; im Sommer 1910 zeigten sie sich im August, von da ab bis in den Herbst hinein, im Sommer 1911 gar schon im Juni, während auf der nämlichen

Exkursion entgegen früheren Erfahrungen weder eine Lepismachilis, noch eine Teutonide sichtbar wurde. Als sicheres Fanggebiet für Lepismachilis (Verhoeff) (Taf. I, Fig. 5), kamen neben Jura und Kerenzerberg am Walensee hauptsächlich die Steinbrüche von Dielsdorf am Nordostfuße der Lägern in Betracht, wo sich diese Tiere beinahe ausschließlich unter Steinen in oder in der Nähe von Moos aufhalten; ich war daher nicht wenig enttäuscht, als ich auf dem letzten Ausflug dorthin (8. Juli 1911) nur dreier Stücke habhaft werden konnte.

Die Machilisart (Taf. I, Fig. 6), Machilis cylindrica, varia fasciola (Geoffroy, Grassi) wurde nur auf Jura und Lägern zusammen mit Machilis cylindrica (Geoffroy) (Taf. I, Fig. 7) erbeutet, letztere an genannten Stellen sehr zahlreich, vereinzelt auch in anderen schweizerischen Gebirgsgegenden; es scheint diese Art (Fig. 7) der eigentliche Felsenspringer zu sein, da sie ihrer großen Beweglichkeit entsprechend jedenfalls die weitesten Streifzüge unternimmt. Machilisart (Taf. I, Fig. 8) allein beschränkt sich nach meinen Befunden auf den Kerenzerberg; typisch für sie ist immer ein ununterbrochenes, schwarzes Band auf dem Metathorax (nicht zwei ausgezogene Dreiecke wie Taf. I, Fig. 7).

Machiloideen wurden ferner konstatiert: Am Vierwaldstättersee, am Luganersee (bei Lugano), auf verschiedenen Bergen der Schweiz, so auch auf dem Gipfel des Vorab in den Glarneralpen. In der Umgebung von Zürich fand ich diese Tiere nirgends.

Die disjunkte Verbreitung, die zum Teil verborgene Lebensweise, sowie die ausgezeichnete Schutzfärbung dieser Tiere tragen wohl Schuld an ihrer noch immer lückenhaften Erforschung.

Es empfiehlt sich vielleicht, die beim Sammeln gemachten Erfahrungen in einige praktische Winke zusammenzufassen:

1. Machiloideen sind sicher weiter verbreitet, als bis anhin angenommen wurde.

2. Sie halten sich an nie ganz ausgetrockneten, steinigen Orten, in Moos (Laub?), an Mauern, Felswänden usw. auf, also da, wo sie von der Kultur möglichst unbehelligt bleiben.

3. Es genügt eine einmalige Absuchung eines Ortes nach Machiloideen absolut nicht.

4. Gesteinshaufen oder Gesteinslagen müssen bis auf den Erdgrund und auch in ihrer Umgebung gründlich untersucht werden.

5. Der Erfolg der Ernte ist sehr von der Witterung abhängig. Regentage scheinen absolut ungünstig zu sein; welch andere Fak-

toren noch mitsprechen, konnte trotz genauer Beobachtung nicht ermittelt werden. (Am Pfingstmontag, den 16. Mai 1910, einem prächtigen Föhntage, wurden an der ganzen Straße über den Kerenzerberg am Walensee auf mehrere Kilometer Ausdehnung nur fünf Exemplare einer Machilisart, andere Male an der gleichen Örtlichkeit aber Tausende von Machiloideen gefunden.)

6. Der aufmerksame Sammler wird vom frühen Frühling bis in den späten Herbst hinein so ziemlich von allen Altersstufen dieser Tiere finden können; während aber mehrere Arten an Sommertagen weit an die Mauern und Felsen hinaufsteigen, verstecken sie sich im Herbst im Gras und Moos am Fuße der Gesteine.

7. Nur in Laub oder Moos allein, wo keine Steine waren, suchte ich an den verschiedensten Orten der Ost- und Westschweiz umsonst nach Vertretern der Machiloideengruppe, was immerhin nicht ausschließt, daß ein anderer darin mehr Glück habe.

3. Machiloidea in der Gefangenschaft.

Seit $2^1/_2$ Jahren halte ich Machiloideen in großen Glasgefäßen und Kistchen, die inwendig mit Glas ausgekleidet und halb mit Erde, Steinen, Moos, Blättern, faulen Holzstückchen angefüllt sind; die letztgenannten Materialien stammen alle von den verschiedenen Fundorten der Tiere her. Auch Gras und andere Pflanzen gedeihen in den Gefäßen, welche Sommer und Winter auf einer offenen Loggia stehen. Durch regelmäßiges Begießen und Bespritzen mit einer Pflanzenspritze wird für die nötige Feuchtigkeit gesorgt; doch darf letztere nie zu groß sein, sonst schadet sie ebenso sehr wie allzu große Trockenheit. Trotz dieser ziemlich günstigen Verhältnisse mußte ich die gleichen Erfahrungen machen wie Oudemans (95). Am wenigsten gut ertragen die Machilisarten die Gefangenschaft, also diejenigen Tiere, die eine freie Bewegung auf Steinen und Mauern lieben. Die Teutoniden und Lepismachilis aber, die den Aufenthalt unter Steinen im Moos bevorzugen, erhielten sich teilweise ausgezeichnet, sogar den Winter hindurch. In den milden Wintern 1909/10 und 1910/11 machten die Tiere bis weit in den November hinein ihre gewohnten Spaziergänge, versteckten sich dann aber (ohne Winterschlaf), um Ende Februar wieder zu erscheinen.

Oudemans Angaben über die Nahrung kann ich bestätigen und dahin ergänzen, daß ich oft im Magen auch Pflanzenzellen

und Chitinreste, wohl von verspiesenen Exuvien herstammend, neben zahlreichen Schuppen vorfand. Auch Gregarinen waren keine Seltenheit. Sowohl im Freien, als auch noch einige Zeit nach dem Einfangen trugen namentlich Machiliden auf ihrem Körper hier und da ein kleines rotes Tierchen herum, das mir durch Herrn Dr. Bäbler, Zürich als Trombidiumnymphe bezeichnet wurde, leider aber aus Mangel an genügendem Material nicht nach der Spezies bestimmt werden konnte.

4. Geschlecht, Fortpflanzung und Lebensdauer.

Das Geschlecht der Machiloideen ist an den Genitalanhängen, die sich bei Männchen und Weibchen am 8. und 9. Abdominalsegment befinden, leicht zu erkennen. Das Männchen scheint aber viel spärlicher vorzukommen, als das Weibchen. So untersuchte ich von der am 7. Juli 1911 am Kerenzerberg (Walensee) gesammelten Machilisart (Taf. I, Fig. 8) mehr als 300 Exemplare, ohne darunter ein Männchen zu entdecken. Ähnliches muß wohl Heymons widerfahren sein, was ich einer diesbezüglichen Angabe S. 123 seiner Arbeit (72) entnehme; dort sagt er:

„Es gelang uns festzustellen, daß bei verschiedenen Arten der Gattung Machilis Parthenogenese eine regelmäßige Erscheinung ist. Aus den parthenogenetisch abgelegten Eiern gehen weibliche Individuen hervor, die zwar im Besitze eines paarigen Receptaculum seminis sind, das aber wegen des Fehlens oder des sehr seltenen Auftretens des Männchens in der Regel ungefüllt bleibt. Die telytoke parthenogenetische Vermehrung, die bei den pterygoten Insekten in verschiedenen Ordnungen vorkommt, ist hiermit zum ersten Male auch bei Vertretern der Urinsekten nachgewiesen."

Sofern aber Heymons sich nicht auf Beobachtungen an selbstgezogenen, von der Zeit des Ausschlüpfens an isolierten Weibchen stützen kann, was aus den angeführten Zeilen nicht herauszulesen ist, erachte ich den Beweis der Parthenogenesis als noch nicht erbracht. Bei meinen vielen Ernten waren die Männchen öfters zahlreicher vertreten, und merkwürdigerweise sind gerade unter meinen Präparaten eine ganz beträchtliche Zahl von Schnittserien durch männliche Tiere, die zum Teil ausgezeichnete Bilder von den Hoden mit Sperma aller Entwicklungsstufen bieten. Die schönsten diesbezüglichen Präparate lieferte sogar ein kleines, scheinbar nicht ausgewachsenes Männchen. Am 31. Mai und

1. Juni 1910 konnte ich zudem selbst die Begattung beobachten; sie fand bei einbrechender Nacht statt. Leider entzogen sich die beiden Tiere beide Male durch schnelle Flucht meinen Nachstellungen; eine Untersuchung auf das Geschlecht war demnach unmöglich. Aber eine Stellung, wie Taf. I, Fig. 6*a* sie skizziert, ist sicher mit keinem anderen als mit einem Geschlechtsvorgang in Verbindung zu bringen. Nie sieht man nämlich sonst die Machiloideen weder in engere freundschaftliche, noch in feindliche Beziehungen zueinander treten; ein kurzes Betasten mit den langen Antennen und ein hastiges Ausweichen sind die gewöhnlichen Erscheinungen.

Machiloideeneier wurden zum ersten Mal von Giardina (48) und nach ihm durch Heymons (72) beschrieben. Beide Autoren unterscheiden deren zwei Typen: Symmetrische, rötliche Eier werden von den im Moos lebenden Machiloideenformen an die sie umgebenden Pflanzen befestigt; flache, asymmetrische, grau- oder schwarzgefärbte Eier werden von den „Felsenspringern" an Steine geklebt. Ich begegnete nur dem zweiten Typus. In meinen Gefäßen entdeckte ich die ersten Eier der Machilisart (Taf. I, Fig. 7, Ende Oktober; ihre Zahl vergrößerte sich im November noch. Sie bildeten schwarze, flache Flecken an den Steinen, auf denen sie in kleinen Vertiefungen bald einzeln, bald zu mehreren hafteten. Ihre äußere Hülle trug feine Mineralstückchen und Schuppen und ließ somit dieses lebenspendende Gebilde beinahe als einen Bestandteil des Steines erscheinen. Eine exzentrische Einsenkung war einem jeden dieser Dingerchen eigen. Ein Ei zerdrückt und unter das Mikroskop gebracht ließ bereits Gliedmaßen eines stark entwickelten Embryos deutlich erkennen. Einige zum Schneiden vorbereitete Eier erwiesen sich als für das Messer zu hart, doch konnten immerhin die verschiedenen Schichten der Eischale (Exochorion, Endochorion und eine feine Hüllschicht nach Heymons (72)) erkannt werden. Die an den Steinen belassenen Eier trockneten samt und sonders aus.

Trotzdem im Herbst 1910, wenigstens auf die Steine, keine frischen Eier gelegt worden waren, spazierten im Mai 1911 wenige frisch ausgeschlüpfte Teutoniden im Moose herum; da muß also, von mir unbeachtet, auch das mütterliche Ei gewesen sein.

Eine reiche Eiablage erfolgte in den Gefäßen schon an den ersten Abenden der Gefangenschaft durch die am 7. Juli 1911 auf dem Kerenzerberg gefangenen Weibchen der Machilisspezies

(Taf. I, Fig. 7). Die Form dieser Eier variierte nicht stark von der oben geschilderten; nur waren sämtliche prall mit Dotter erfüllt, der ihnen eine grünlichgelbe Farbe verlieh. Schuppen bedeckten wiederum teilweise die etwas rauhe derbe Außenhülle. Allmählich färbten sich die glänzenden rundlichen Flecken dunkler, vielleicht infolge etwelcher Konzentration der Dottermasse.

Nach meinen Beobachtungen erstreckt sich die Eiablage auf den ganzen Sommer und bis in den November hinein; darauf hin deuten auch die ungleichmäßig entwickelten Eier in den Ovarien der Weibchen. Wenn im allgemeinen die Eier in regelmäßigen Zeiträumen aus dem weiblichen Organismus abgegeben werden, war zu wiederholten Malen in Schnittserien neben in den ersten Anfängen liegenden Eiern nur ein einziges reifes Ei zur Ablage bereit. Aus den aufgezählten Tatsachen erklärt es sich, warum man zu den verschiedensten Zeiten des Sommerhalbjahres auf frisch ausgeschlüpfte Tierchen und im übrigen jederzeit auf alle Entwicklungsstadien stößt. Während im allgemeinen so kleine Insekten in kurzen Zeitspannen ihre Umwandlungen zur Imago durchmachen, darf man für die Machiloideen zum allermindesten eine Wachstumsperiode von 2, wenn nicht 3 Jahren und sicher unter günstigen Lebensbedingungen eine mehrjährige Lebensdauer annehmen.

Die Häutungen in Zahl und Zeitabständen zu ermitteln, glückte mir leider nicht; ich isolierte mehrmals Tiere zu diesem Zwecke; davon häutete sich einzig eine Teutonia 30 Tage nach der Absonderung; die andern Exemplare gingen jeweils nach kurzer Zeit zugrunde.

Während der Häutung, beobachtet an zwei Teutoniden, sitzt das Tier mit dem Abdomen auf der Unterlage scheinbar festgeklebt, den Thorax spannerähnlich herausgekrümmt, Fühler und Beine hakenförmig gebogen, längere Zeit vollkommen ruhig da; plötzlich reißt das Chitinkleid auf dem Thorax, das Tier windet sich heraus, erscheint im ersten Augenblick vollkommen gleichmäßig schwarzbraun, nimmt aber sofort die ihm eigene prächtige Schuppenfärbung an, streift mit den losgeschälten Beinen die alte Umhüllung der Antennen und Fühler ab, setzt sich langsam in Bewegung und läßt gewöhnlich nur die Abdominalreste der Exuvien zurück.

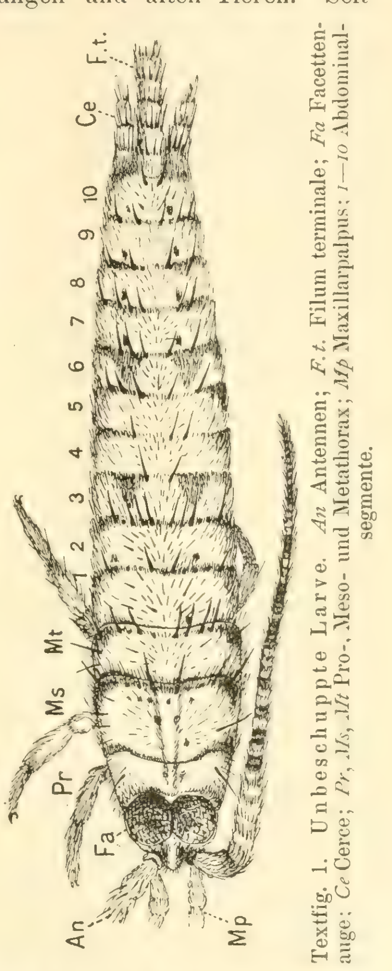
Die Entwicklungsstufen der Machiloideen wurden zum ersten Male durch VERHOEFF (130) scharf skizziert. Soweit ich sie

nachprüfen konnte, bestätigten sich seine Ausführungen; sie lassen sich durch meine Beobachtungen teilweise ergänzen.

Die kleinsten in den Gefäßen gefundenen Tierchen waren zwei Teutoniden von nur 2,9 mm Länge; sie erschienen für das unbewaffnete Auge blaß ziegelrot. An dem schwach 2 mm langen Filium terminale wurden 35 einfache, schmale Ringe gezählt; sie trugen sämtlich einen Borstenkranz am Hinterrande und waren nicht pigmentiert. Die beiden Cerci bildeten zwei seitliche hyaline einteilige Spitzen mit ebensolchem Endstachel und einigen Borsten, verliefen aber schon der Körperaxe ziemlich parallel nach hinten (waren also nicht abwärts gerichtet wie die Abdominalstyli). Die Abdominalstyli saßen als kleine, weiße, sehr spitze Borsten an den langen, schlanken Koxen. Von Abdominalbläschen war äußerlich nichts zu sehen. Von Styli an den Koxen der Thorakalbeine noch keine Spur. Die Labialpalpen richteten sich direkt nach vorn. Die seitlichen Kopflappen verdeckten die Einlenkungsstellen, d. h. die hinteren Enden der Maxillen und Mandibeln noch nicht. Die glänzend schwarzbraunen Facettenaugen und die ebenso gefärbten Ozellen werden in Form und Lage dargestellt durch Taf. I, Fig. 1 *d*; daraus ist auch einigermaßen die Gestalt und Größe der Antennen, weniger aber die der Maxillarpalpen zu erkennen. Die Tierchen waren vollkommen unbeschuppt und beinahe durchsichtig; von Pigmentflecken im Chitin keine Spur. Feine Borsten und Flaumhaare bildeten die einzige Bekleidung. Der Magen zog sich als dickes undurchsichtiges Rohr bis zum sechsten Abdominalsegment, verdünnte sich dort unvermittelt zum Enddarm, der sich schnurgerade nach hinten erstreckte. Das Rückengefäß lagerte sich als fadenförmiger Strang über den Darm. Jedes Tergit wurde zur Hälfte vom vorhergehenden überdacht. Die Tierchen schlotterten in ihrem Chitinkleid, standen also wahrscheinlich unmittelbar vor einer Häutung.

Die folgenden Angaben beziehen sich auf eine 3,5 mm lange, nur sehr spärlich beschuppte Machilislarve der Art Taf. I, Fig. 7. Diesem Stadium entspricht Textfig. 1. Filum terminale 2,5 mm, mit 23 Ringen, die selbst wieder sog. falsche Ringelung aufwiesen. Cercen dreiteilig, mit zwei starken schwarzen Endborsten und einem weißen Endstachel. Äußere Geschlechtsteile fehlen. Bläschen nur je ein Paar vom 1.—7. Abdominalsegment An den Koxen der Thoraxbeine an Stelle der Styli kleine Integumentausbuchtung, Koxen an den Bauchschildern des Abdomens zur

Innenseite der Styli lang ausgezogen und die Bläschen tragend; letztere werden ausgestülpt nur wenig von den Styli überragt. Facettenaugen dunkel braungelb; paarige Nebenaugen rötlich und weiß umrandet; ihre Form und Lage zeigt Taf. I, Fig. 7*c*. Ein Vergleich mit Taf. I, Fig. 7*f* ergibt die Unterschiede in Gestalt und Lage der Augen zwischen jungen und alten Tieren. Seitliche Kopflappen die Hinterenden der Mandibeln und Maxillen immer noch bloß lassend. Kopftergit, d. h. Kopfschale hinter den Augen noch verhältnismäßig gut ausgebildet, ähnlich einem Thoraxtergit, nur mit großen Ausbuchtungen am Vorderrand für die Augen, vom Prothorax aber schon stark überdacht. Hinterrand der Tergite mit langen, starken, schwarzen Borsten in regelmäßigen Abständen, gleichsam die durch Giardina (47) skizzierten Farbenlinien markierend, davor und daneben steife kleinere Borsten auch in charakteristischer Stellung. Pigmentflecken auf 3. und 6. Abdominaltergit und am Seitenrand aller Tergite geben bereits die typische schwarze Zeichnung der Erwachsenen an. Herz und Fettkörper, letzterer rötlich, undeutlich durchscheinend. (An den Abdominalsegmenten einer etwas weiter vorgeschrittenen Machilislarve waren bereits die Fortsätze bemerkbar, aus denen die äußeren Koxalsäckchen entstehen).



Textfig. 1. Unbeschuppte Larve. *An* Antennen; *F.t.* Filum terminale; *Fa* Facettenauge; *Ce* Cerce; *Pr*, *Ms*, *Mt* Pro-, Meso- und Metathorax; *Mp* Maxillarpalpus; *1—10* Abdominalsegmente.

Von Lepismachilis (Verhoeff) gelangte ein 5,3 mm langes Tierchen zu genauerer Untersuchung; es können darüber kurz folgende Daten gegeben werden: Tierchen teilweise beschuppt; typische Zeichnung überall sichtbar; Tergite ohne die langen Borsten der vorhin beschriebenen Altersstufe; Filum termi-

nale 3,5 mm lang; Cercen schon 17 Ringe. Abdominalbläschen je ein Paar, Geschlechtsanhänge vorhanden. Parameren und Penis ungegliedert; letzterer mit stiftförmigem Anhang (ob immer?) Beine und Abdominalstyli gelb gefärbt. Augen dunkel, doch hell umrandet, von der Form wie in Taf. I, Fig. 5*f*.

Taf. II, Fig. 10*a*, *b*, *c* sind gezeichnet nach Jugendstadien, die nur auf die Koxalstyli der Thoraxbeine (St) untersucht wurden; sie geben drei Entwicklungsstufen dieser Gebilde.

Taf. III, Fig. 30 bringt einen optischen Schnitt durch einen Koxenteil mit Stylus von einer ausgewachsenen Form und soll dartun, daß ein Muskel wie VERHOEFF (128) ihn in Fig. 3*m* zeichnet, hier nicht existiert und zwar bei keiner von mir gefundenen Machiloideenform; wenn Totalpräparate einen solchen etwa vortäuschen könnten, so trifft man hingegen auf keiner Schnittserie, deren ich eine Menge daraufhin prüfte, eine Spur davon. Der Stylus ist gegliedert abgesetzt, aber ohne Muskulatur. Eigenbewegungen dieser Styli, wie sie JOURDAIN (81) beobachtet haben will, sind somit unmöglich; ich habe auch tatsächlich nie solche bemerkt und gehe darin also mit den Befunden von OUDEMANS (95) einig. Siehe auch HAASE (62), St. 398!

5. Organisation der Machiloideen[1]).

Dieser Abschnitt bietet eine kurze Zusammenfassung und Wertung der Resultate früherer Forschungen auf unserem Gebiete, soweit dies für vorliegende Arbeit nötig und von Interesse ist; er bringt ferner einige Ergänzungen, die sich durch das Studium der Tiere und Präparate meinerseits ergeben haben.

Die Machiloideen werden nach ihrem inneren und äußeren Körperbau zu den Thysanuren und als solche zu den Apterygoten oder flügellosen Insekten gerechnet. Ob sie wirklich zu den Urinsekten oder in deren Nähe gehören, ist noch nicht zur Evidenz erwiesen. Die Stellung dieser Insekten würde wohl eine ganz andere, wenn sich bewahrheiten würde, was GRASSI (55) Seite 14 nur als eine Möglichkeit ausspricht:

> „I muscoli dorso ventrali dell'adome di Machilis possono paragonarsi al flexor e all'extensor alae degli ortotteri quali vengono descritti dal Luchs.“

---

1) Wenn hier und später der Einfachheit halber der Ausdruck Machiloideen gebraucht wird, so sind dabei die mir unbekannten Meinertellidae nicht inbegriffen.

Leider fehlt es an einwandfreien Untersuchungen der Körpermuskulatur und an Vergleichungen derselben mit derjenigen geflügelter Insekten. Zu meinem Bedauern konnte auch ich diesen Verhältnissen als zu weit vom Thema abliegend keine weitere Aufmerksamkeit schenken.

Aus den kurzen Mitteilungen von RICH. und HEL. HEYMONS (72) über ihre embryologischen Befunde bei Machilis alternata (Silv.) lassen sich keine für uns hier wichtige Schlüsse ziehen. Wohl aber ist wissenswert, daß nach genannten Autoren Machilis alternata (Silv.) embryonal am ersten Abdominalsegment ein Paar blasenartiger Lateralorgane besitzt, die sich mit Blutflüssigkeit füllen, zurzeit des Ausschlüpfens des Tieres aus den Eischalen aber in den Körper einsinken und verschwinden; sie werden als den Ventralsäckchen homodynam erachtet. Es sind dies die einzigen provisorischen Organe. Postembryonal werden keine solche mehr angelegt; sie wären für ein Tier, das von Geburt an zeitlebens unter gleichen Bedingungen lebt, ganz überflüssig. Dagegen erleiden Körperanhänge, die im Ei angelegt werden, nach dessen Verlassen zum Teil recht erhebliche Veränderungen (Kopfgliedmaßen, Anhänge der Bauchschilder, Antennen, Cercen usw), andere Organe werden sogar vollständig neu gebildet (Ventralbläschen, äußere Geschlechtsteile, Coxalstyli der Laufbeine).

Der Körper der frisch ausgeschlüpften Machiloideenlarve besitzt bereits seine definitive Segmentierung in Kopf (präoraler Kopf nach VERHOEFF (129) 10 Segmente), Brust aus drei Segmenten und Abdomen aus 10 Segmenten. Im Sinne HEYMONS (67) kann auch hier von Resten eines 11. Abdominalsegmentes und von einem Analsegment gesprochen werden; denn der Körper endigt in drei Schwanzanhänge und die Leibesöffnung wird nach hinten durch drei Afterklappen (Taf. II, Fig. 11) abgeschlossen. Ähnliche Anhänge wie die letztgenannten besitzen viele Orthopteren und noch stärker ausgebildet gewisse Ephemeriden: HEYMONS nennt sie laminae supraanales und laminae subanales oder adanales und zeichnet solche auf Taf. I in Fig. 1, 2, 5, 8 und 9 seiner Arbeit (67). Was er auf Seite 33 genannter Arbeit sagt, gilt ebensogut für die entsprechenden Teile der Machiloideen. Nicht die Schwanzborste, d. h. hier das Filum terminale, ist als Afterdecke zu betrachten, sondern das plattenförmige Anhängsel auf ihrer Unterseite. (Dieses Anhängsel besitzt, wie OUDEMANS schon angibt, einen kegelförmigen Aufsatz.) Es lassen sich also, wenn man die Jugendstadien von Odonaten und Ephe-

meriden betrachtet, „gemeinsame Beziehungen und Anknüpfungspunkte an die entsprechende Körperbildung der Thysanuren finden“ (Heymons (67), p. 61).

Die Mittelcerce oder besser das Filum terminale, nach Heymons (67) das verlängerte 11. Tergit, übertrifft an Länge bedeutend die beiden Seitencercen, unterscheidet sich auch innerlich stark von ihnen. Alle drei Anhänge zerfallen in eine große Anzahl Ringe und sind bei der Larve viel kürzer als beim ausgewachsenen Tier. Die beiden Seitencercen legen sich beim Embryo als eingliederige Stifte an, weisen jedoch mit jeder Häutung eine wachsende Anzahl von Ringen auf. (Heymons (74) gibt für das erste Stadium schon drei Ringe an; an den Cercen meiner jüngsten Larven konnte ich keine Segmentierung erkennen, wohl aber sehr leicht eine dreiteilige in einem folgenden Stadium). Von Anfang aber richten sie sich der Körperachse ziemlich parallel nach hinten. In ihrer ersten Form haben sie also einige Ähnlichkeit mit den Coxalstyli.

Das Chitin der äußeren Körperhülle ist zweischichtig; in ihm stecken bei ganz jungen Larven nur Borsten und Flaumhaare, beim erwachsenen Tier aber verschieden gestaltete und gefärbte Schuppen und Schuppenhaare; die dem Tiere durch sie verliehene Zeichnung ist für dieses charakteristisch und ändert sich mit den verschiedenen Häutungen kaum merklich. [Ausführliches über die Schuppen s. Oudemans (95)]. Mit dem während der Entwicklung ziemlich häufigen Wechsel des Chitinkleides verbindet sich eine Weiter- und Neubildung einzelner Körperanhänge, sowie die äußere geschlechtliche Differenzierung; doch häutet sich wie Verhoeff (130) beobachtet hat, auch „das morphologische Definitivum“. Das neue Kleid bildet sich im Schutze der alten Hülle fertig aus.

Die Hypodermis, durch die das Chitin in zwei Schichten ausgeschieden wird, besitzt zahlreiche große Kerne; Zellgrenzen sind aber selten und gewöhnlich nur unvollkommen sichtbar (Taf. II, Fig. 9). Nach innen begrenzt eine stets deutliche Basalmembran die Hypodermis; mit dieser verbindet sich am Rücken ein wie mir scheint physiologisch vom übrigen Fettkörper zu trennender Teil dieses lockeren Gewebes.

Die Kopfschale (Taf. II, Fig. 7*f*), setzt sich zusammen aus Vertex, Subokularlappen, Frons, Clypeus und Labrum. Zwei große Fazettenaugen, davor ein Paar Ozellen und ein unpaares Ozell an der Grenze zwischen Frons und Clypeus dienen zum

Sehen; Gestalt und Lage, namentlich der paarigen Nebenaugen (ganz wenig auch die der Facettenaugen) ändern sich etwas mit der Entwicklung und werden als Hauptunterscheidungsmerkmale für Familien und Gattungen verwertet. (Taf. I, Fig. 1*d*, Fig. 5*f*, Fig. 7*e* u. *f*).

An Mundgliedmaßen besitzen die Machiloideen: ein Paar Mandibeln mit nach innen vorspringender Mahlplatte; ein Paar I. Maxillen, von Laufbeinen abzuleiten, mit je einem siebengliedrigen Taster und zahnartigem Fortsatz, an dessen Trochanter [siehe die prägnante Arbeit von Börner (9)] ein Paar zum Labium umgebildeter II. Maxillen, deren kurzer dreigliedriger Palpus, versehen mit Sinneskegeln, -stiften und -borsten (verschieden ♂ und ♀), wohl ein wichtiges Tastorgan ist. Daß die Maxillartaster je zum Klettern benutzt worden wären, wie dies Verhoeff (129) zu teilweiser Begründung einer Ableitung von Laufbeinen berichtet, konnte ich nie bemerken; dagegen waren sie beim Fressen stets in etwelcher Bewegung. Äußerst zarte Gebilde, zwischen Mandibeln und Maxillen liegend, sind Ligula und Paraglossae. Die verschiedene Benennung dieser Mundteile (siehe Folsom (38) und Prowazek (106)) entspricht den vielfachen Ableitungen und Erklärungen, die viele Forscher für sie suchten (siehe auch Börner (11)).

Die inneren Sklerite, Tentorium usw., an denen sich die Kopfmuskulatur anheftet, untersuchte Verhoeff (129) am genauesten, aber nur an sogenannten Zupfpräparaten; die mikroskopischen Bilder, gegeben durch Schnitte, erweckten in mir aber immer wieder Zweifel an der vollkommenen Richtigkeit jener Beschreibungen: ohne Modelle nach lückenlosen Schnittserien rekonstruiert, läßt sich jedoch nichts beweisen; merkwürdigerweise verneint Verhoeff (129) (p. 111) gerade die Notwendigkeit von Schnittserien für solche Untersuchungen.

An allen Segmenten reichen die Tergite seitlich bis zu den Sterniten hinunter und verdecken so die Pleurite: als letztere haben wir nach Grassi (55) die verborgenen häutigen Falten zwischen Tergit und Sternit aufzufassen (über Thoraxpleurite siehe Verhoeff (127)). Gelenkhäute verbinden je zwei aufeinanderfolgende Tergite. Am Vorderrand der segmentalen Chitinringe setzen sich dorsal und ventral später noch näher zu besprechende Transversalmuskeln an. An den Bauchschildern lassen sich die dreieckigen Sternite und die Koxite trennen: daß wir es hier wirklich mit Koxen reduzierter Gehbeine zu tun haben, zeigt sich

bei den jüngsten Larven, wo diese Gebilde noch länger ausgezogen und mehr hohlkörperartig sind (siehe auch Börner (8, 9), Verhoeff (125 und 128) und andere). Die postembryonale Anlage und Bildung des zweiten äußeren Ventralsäckchenpaares am 2.—5. Abdominalsegment der Machilisarten konnten auch wir konstatieren. Durch zwei Schemata der Abdominalbläschen von Teutoniiden und Machiliden kennzeichnet Verhoeff (130) absolut die tatsächlichen Verhältnisse (siehe auch die schöne Arbeit von Haase (62)). Vom lebenden Tier werden die Bläschen höchst selten ausgestülpt, niemals aber als Haftorgane gebraucht. Die Abdominalstyli (oder -füße) nehmen von vorn nach hinten an Länge zu, besitzen eigene Muskulatur und werden beim Gehen zum Nachschieben, beim Hüpfen zum Abstoßen und Verhindern eines harten Aufpralles verwendet. Die Coxalstyli der Thoraxbeine (2. und 3. Paar) wachsen aus einfachen Integumentausbuchtungen im Verlaufe mehrerer Häutungen in die gelenkig abgesetzten Stifte hervor, besitzen keine Eigenmuskulatur und daher ebensowenig eine Eigenbewegung. Die sie umgebenden Integumentfaltungen der Coxae können an Totalpräparaten leicht einen Muskel vortäuschen. Ovipositoren der Weibchen und Parameren der Männchen finden wir bei den jüngsten Entwicklungsstadien noch nicht; sie bilden sich allmählich als erst später sich gliedernde Anhänge des 8. und 9. Abdominalsegmentes und sind nach Familie, Gattung und Art verschieden gestaltet: meine Beobachtungen und Nachprüfungen bestätigen auch in dieser Hinsicht durchaus Verhoeffs exakte Befunde.

Oudemans (95) Zeichnung des Tracheensystems von Machilis maritima (Latr.) hat in mehreren Lehrbüchern und wissenschaftlichen Werken Eingang gefunden; meinen Präparaten entnehme ich, daß ein erneutes genaues Studium, nur auf die Atmungsorgane beschränkt, teilweise Änderungen und sicher wertvolle Ergänzungen bringen könnte. Zwei starke Tracheenäste sehen wir auf Taf. II, Fig. 5; über die Verteilung der Tracheenzweige im Filum terminale gibt Taf. II, Fig. 9, über die im Kopf teilweise Taf. II, Fig. 6 Aufschluß. Irgend eine Verbindung der Tracheen mit dem Herzen konnte ich nicht konstatieren, wohl aber deren reiche Beziehungen zu dem Fettkörper, zum Nervensystem (s. Kopfganglion Taf. II, Fig. 5) und zu den Muskeln. Auf Tracheenquerschnitten lag sehr oft die Tracheenintima als losgelöste achtförmige Schleife im Hohlraum. Die Kerne ordnen sich im großen und ganzen regelmäßig zu Paaren einander gegen-

über. Beobachtete Endverzweigungen der Tracheen entbehrten der Spiralleiste.

Zum Verständnis der Zeichnungen auf Taf. II, Fig. 5 und 6 und Taf. IV, Fig. 42 soll auszugsweise angeführt werden, was BRUNTZ (14) in seinen „Conclusions“ über Kopfnieren und Kopfdrüsen der Thysanuren schreibt:

„Les (deux) reins des Thysanoures sont composés chacun d'un saccule communiquant avec un labyrinthe“. — „Le labyrinthe (Taf. III, Fig. 5 u. 6 *nph*) débouche par l'intermédiaire d'un collet dans un canal excréteur. Les deux canaux excréteurs se fusionnent pour donner un conduit unique s'ouvrant au dehors, à la base et au dessus de la lèvre inférieure.“

„Les Machilides et Lepismides possèdent deux paires de glandes céphaliques:

1⁰ Des glandes antérieures (im Kopf und Prothorax) qui débouchent latéralement à la base de la cavité masticatoire, contre l'articulation des mandibules.

2⁰ Des glandes postérieures (zur Hauptsache im Prothorax) ou glandes annexes des organes rénaux qui debouchent dans les canaux excréteurs des reins.“

Ich hatte immer wieder Gelegenheit, mich von der Richtigkeit dieser Angaben zu überzeugen. [S. auch PHILIPTSCHENKO (101)].

Das Nervensystem wurde durch OUDEMANS (95) in den Hauptzügen sehr gut dargestellt und beschrieben. BECKER (1) entdeckte folgendes:

„Von der Dorsalseite des Schlundringes geht ein paariger sympathischer Nerv ab; das Paar verbindet sich über der Speiseröhre zu einem unpaaren Nerv, der über der Speiseröhre bis zum Mitteldarm verläuft und sich über dem letzteren verzweigt.“

Diesen sympathischen Nerv, der auf allen Ösophagusquerschnitten auffällt, deutete ich gleichfalls, bevor ich BECKERS „Bemerkungen“ kannte, als solchen, vermochte aber dessen Ursprung nie genau festzustellen. Was ist übrigens unter „Dorsalseite des Schlundringes“ zu verstehen? Der von BECKER zuerst nachgewiesene, vom Unterschlundganglion abgehende Lippennerv mit der Querkommissur im Basalteil des Mittelstückes der Lippe ist auch nach meinen Befunden den Machiloideen eigen. Ich konnte ferner bisher nirgends erwähnte feine Nervenfasern feststellen, die vorn und hinten von der unter dem Ösophagus liegenden Querkommissur abzweigen, die vorderen oberen zum Labrum, die hinteren unteren mit unbekanntem Verlauf. Auch glaube ich einen Herznerv mit Ursprung am oberen Schlundganglion kon-

statiert zu haben (s. p. 103 meiner Arbeit), setze mich aber, sofern ich mich in der Deutung des unteren Schlundganglions als „Mundmagenganglion“ nicht irre, in Gegensatz zu Zavarzin (139), der p. 506 in seinen Schlußbetrachtungen sagt: „Bei den Insekten übernimmt die Rolle der Herzganglien das erste Paar Mundmagenganglien.“ Nervenuntersuchungen, wie die des soeben genannten Autors, wären auch für die Machiloideen sehr wünschenswert.

Die inneren Geschlechtsorgane studierte ich nicht genauer. Bei meinen Versuchen, vermittelst feiner Präpariernadeln aus frischen Tieren das Rückengefäß bloßzulegen oder herauszunehmen, konnte ich mehrmals den Geschlechtsapparat von Männchen und Weibchen beinahe unversehrt herausheben und fand ihn bei oberflächlicher Untersuchung übereinstimmend mit Beschreibung und Figuren von Oudemans (95). Sämtliche von mir untersuchten Machiloideenweibchen wiesen in Total- und Schnittpräparaten sieben paarig angelegte Ovarialröhren auf. Die Anordnung derselben war nicht überall die gleiche; bei dem einen Tiere fand ich die Tuben genau auf die sieben ersten Abdominalsegmente verteilt, bei anderen ragten sie sogar in den Mesothorax hinein. In diesem Falle verunmöglichten sie einigemal eine Herzuntersuchung, weil die Geschlechtsprodukte sich mächtig ausgedehnt und dadurch das Rückengefäß und das Perikardialgewebe buchstäblich zusammengequetscht hatten. Ob die abweichende Lagerung eine Folge ungleicher Entwicklung der Eier ist, oder ob sie auf Familien- oder Gattungsunterschieden beruht, kann ich vorläufig nicht entscheiden.

Ferner ergaben sich Differenzen in der zeitlichen Ausbildung der Eier; während die einen Ovarialröhren ganz regelmäßig an Dicke zunahmen, das jüngste Ei am blinden Ende, das älteste an der Ausmündung, schwollen andere unvermittelt mächtig an, da sie an dieser Stelle ein allen anderen in der Entwicklung vorangeeiltes Ei enthielten.

Einige meiner Schnittserien weisen in den Follikelzellen prächtige Kernteilungsfiguren auf; nicht minder schöne Bilder zeigen Schnitte durch die Testes mehrerer Männchen. Die unpaare, geknickte Samenblase eines Männchens sieht man in Querschnitten gewöhnlich als zwei übereinander liegende unregelmäßig gestaltete quere Ovale oder fast Rechtecke.

Die diesbezüglichen Ergänzungen Beckers (1) konnte ich nicht nachprüfen.

Eine histologisch genaue Untersuchung der Geschlechtsorgane ergäbe sicher eine dankbare Arbeit.

Das Studium des Fettkörpers mußte ebenfalls vernachlässigt werden. Tuschinjektionen gelangen nur sehr mangelhaft und ließen keine Schlüsse ziehen. Schöne Resultate zeitigten Fixationen mit Osmiumsäure: Körnchen reduzierten Osmiums erfüllten bei einzelnen Tieren das Fettgewebe beinahe vollständig. Immer macht der Fettkörper den Eindruck eines Lückenbüßers, indem er sich überall mit den durch die anderen Organe freigelassenen Räumen der Leibeshöhle begnügen muß: am stärksten vertreten ist er im Abdomen; doch rückt er auch in den Thorax hinein. Selbstverständlich hängt seine Ausbildung sehr von der Nahrungsaufnahme ab; auffallend stark erschien er mir bei ganz jungen Tieren.

Die Verdauungsorgane erfahren durch OUDEMANS (95) eine einläßliche Behandlung; ich kann dessen Ausführungen nicht viel beifügen und muß mich auf eine kurze mehr topographische Skizze beschränken. — Der regelmäßig gefaltete, mit starker Ringmuskulatur versehene Ösophagus zieht sich von der Mundhöhle schräg aufwärts unter dem oberen Schlundganglion hindurch bis in den Mesothorax hinein, wo er in den Mitteldarm oder Magen übergeht. Seine starken Dilatatoren wurden durch OUDEMANS gut beschrieben und gezeichnet. Den Längsmuskel, den genannter Verfasser angibt, habe ich bei meinen Machiloideen nicht bemerkt. Wundern muß ich mich, daß dem genannten scharfen Beobachter der von BECKER (1) zuerst beschriebene, stets sehr deutliche Sympatikus entgangen ist. Dieser Nerv verläuft in einer mehr oder weniger flachen Vertiefung der dorsalen Ösophaguswand bis zum Magen und ist von dort auf nicht speziellen Nervenpräparaten nicht weiter zu verfolgen (in meinen Figuren mit *sy* bezeichnet). Auf dem Ösophagus reitet die Kopfaorta. Vom Magen aus erstrecken sich zwei große seitliche und je zwei kleinere dorsale und ventrale Aussackungen, Blindsäcke oder Coeca nach OUDEMANS bis an den Prothorax heran oder z. B. bei Machilis cylindrica (GEOFFROY) bis in diesen hinein und umgeben somit das Hinterende des Ösophagus vollständig. Zwischen den oberen hindurch zwängt sich die Kopfaorta, um auf dem Magen das Herz zu erreichen. Der Mitteldarm wird im 7. Abdominalsegment enger und geht mit scharfer Grenze am Vorderrande des 8. Abdominalsegmentes in den Enddarm über (s. Textfig. 2, p. 40), vorher noch die Malpighischen Gefäße auf-

nehmend. Bis ans Ende des 8. Abdominalsegmentes verläuft der Enddarm gerade, biegt dann in den meisten Fällen etwas nach unten, hierauf nach oben und endlich nochmals nach unten gegen die Afteröffnung hin. In dem geschweiften Stück ist die Muskulatur der Wandung auffallend dick, die Wandung selbst. vielmehr das Epithel, gewöhnlich gefaltet. Im hinteren Teil des 10. Abdominalsegmentes erweitert sich der Darm nochmals, um dann mit enger Öffnung am Hinterende des 10. Abdominalsegmentes mehr ventral gerichtet aufzuhören. Den Verschluß des Afters bewerkstelligen früher genannte drei Klappen (Taf. II, Fig. 11). Von diesem erweiterten Teil des Enddarmes, d. h. von dessen Epithel aus ziehen, die starke Darmmuskulatur durchbrechend, Dilatatorenbündel an das ins Abdomen hineinragende Stück Rückenwandung des Filum terminale oder direkt an dessen Vorderrand und seitwärts abwärts an die Bauchwandung des 10. Abdominalsegmentes. Auf die obere Biegung des geschweiften Enddarmstückes steigt das Herz herunter und setzt in die Aorta über, die den Darm verläßt und kaudalwärts zum Körperepithel hinaufsteigt. Über die Beschaffenheit der Darmwandungen geben einige meiner Zeichnungen Aufschluß (z. B. Taf. II, Fig. 5 und 8 und Taf. III, Fig. 26).

Über die Körpermuskulatur der Machiloideen liegt leider keine spezielle Arbeit vor. Oudemans (95) berichtet sehr weniges davon; mehr darüber vernehmen wir durch Grassi (55); seine Figg. 8 und 13, Taf. I stellen schematisch die Verhältnisse in den Abdominalsegmenten dar, während Fig. 10 der gleichen Tafel die Thorakalmuskulatur von Campodea, die gewisse Ähnlichkeit mit der von Machilis haben soll, zeigt. Nach seinen Angaben p. 13 sollen sein:

„al dorso (muscolatura obliqua dorsale) due muscoli, obliqui, l'uno in senso opposto all'altro e l'uno sovrastante all'altro; ai lati (muscolatura obliqua laterale) due muscoli ad essi simili ed un terzo, più externo (corrispondente probabilmente al longitudinale del ventre di Japyx e Campodea). Tanto al di dentro, quanto al di fuori di questa muscolatura laterale, cioè tra essa e l'intestino, quanto tra essa e l'integumento esiste un muscolo dorsoventrale" (Taf. I, Fig. 13).

Es finden sich auch „i musculo retrattori delle pseudozampe e delle vesicole." Nach Grassi besitzen Japyx und Campodea (und wahrscheinlich auch Machilis?) im Thorax „muscoli longitudinali e obliqui del dorso", nicht sicher aber „i longitudinali del ventre. I muscoli dorso-ventrali vanno in parte alle zampe e così pure gli obliqui

ventrale." Die Ventralmuskulatur bezeichnet er als kompliziert (seine Bemerkung über Flügelmuskulatur s. p. 14 seiner Arbeit oder p. 16 der vorliegenden).

Wenn auch diese Angaben im großen und ganzen stimmen mögen, so würde ein eingehendes Studium der Muskulatur speziell von Machiloideen sicher noch manch interessantes Detail bringen. So hat jedenfalls Grassi den dünnen Muskelzug übersehen, der zu jeder Seite der Ganglienkette und in gleicher Höhe mit dieser durch das ganze Abdomen hindurch streicht und somit als ventraler Längsmuskel zu betrachten ist. Ferner steigt in einzelnen Segmenten im Abdomen von dem Darm auf beiden Seiten je ein dünner Muskel abwärts gegen die Mittellinie, zwischen den Längskommissuren der Bauchganglienkette hindurch gegen das Sternit, wo beide am gleichen Punkt inserieren. Ob dieses feine Muskelband sich wirklich am Darm anlegt und zu seiner Befestigung und Bewegung dient, konnte ich nicht sicher erkennen, erscheint mir überhaupt fraglich; einige Schnitte deuten aber auf eine Muskelfaser hin, die schräg aufwärts, am Magen vorbei zu einem Transversalmuskel führt, möglicherweise sogar von einem solchen herstammt. Nach meinen Untersuchungen heften die inneren dorso-ventralen Muskeln am Rücken nahe beieinander sich an, zwei sogar ganz an gleicher Stelle, nämlich am seitlichen Vorderrand des Tergites, um dann nach unten auseinanderzugehen. Der getrennt inserierende Muskel ist viel stärker als die beiden anderen. Letztere zwei sind von großem Belang für die Fächermuskulatur des Herzens, wie wir im zweiten Teil der Arbeit sehen werden. Die Längsmuskeln des Machiloideenkörpers lassen die Segmentgrenzen scharf erkennen.

Die Literatur, die sich speziell mit Machiloideen befaßt, ist eine spärliche. Erst aus Silvestris und Verhoeffs Arbeiten geht hervor, daß sich das alte Genus Machilis trennen läßt in verschiedene Familien, Unterfamilien, Genera und Spezies. Die alte Bestimmungsweise nach Schuppenkleid, Antennen und Schwanzanhängen genügt nicht; es kommen für die Systematik eine ganze Reihe bestimmter morphologischer Merkmale in Betracht, zum ersten Mal scharf beschrieben von Verhoeff. Am besten studiert ist die äußere Körperorganisation. Es bestehen aber nur wenige ausführlichere Arbeiten darüber. Die Angaben finden sich zerstreut in einer Menge vergleichender Arbeiten. In vorliegender Arbeit ist die diesbezügliche Literatur, soweit möglich, zusammen-

gestellt. Die bisherigen Untersuchungen über die innnere Organisation bedürfen in den meisten Punkten der Nachprüfung und Ergänzung. Dies soll nicht zum Nachteil der ganz vorzüglichen wenigen Arbeiten gesagt sein. Vorliegende Arbeit bringt eine möglichst kurze Zusammenfassung des bisher über Machiloideen Bekannten; sie kann das ihrem Rahmen entsprechend jedoch nur sehr lückenhaft tun, oft sogar nur auf ausführlichere Untersuchungen verweisen. Es ergibt sich die Notwendigkeit eines erneuten, zum Teil topographischen, namentlich aber histologischen Studiums folgender Punkte: Nervensystem, vorzüglich feinere Innervierung der Organe, Atmungsorgane, Körpermuskulatur, Fettkörper, Geschlechtsorgane, Zusammensetzung des Blutes, Kreislauf des venösen Blutes. Neues oder Ergänzendes, das sich im Lanfe der Untersuchungen für vorliegende Arbeit gezeigt hat, wurde an den passenden Stellen beigefügt. Es ist in Hinsicht auf die großen Lücken in der Kenntnis der Machiloideen sehr wenig und unvollständig, kaum aber wertlos.

Wenn der Verfasser durch seine kurzen Ausführungen in diesem ersten Teile unter den Forschern für die interessante Gruppe der Machiloideen, diese zarten und höchst eleganten Wesen, neue Freunde gewinnt, wird sein Wunsch erfüllt und auch der Wissenschaft ein schätzenswerter Dienst geleistet.

II. Teil.

Das Rückengefäß der Teutoniiden und Machiliden.

Vorwort.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Lang, der mich zugleich auf Fundorte von Machiliden, der schönsten Gruppe der Thysanuren aufmerksam machte. Zahlreiche Exkursionen führten mich zu weiteren Wohngebieten solcher Tiere. So konnte ich die für meine Untersuchungen notwendigen Exemplare alle selbst sammeln und sie, was für solche Studien ein großer Vorteil ist, stets in mehr als genügender Zahl lebend zur Verfügung haben, besonders da ich mir in großen Glasbehältern eigene Kolonien angelegt

hatte. Eine Zeitlang fing ich auch Vertreter anderer Apterygotengruppen; aber eine Reihe von Versuchen, die auf günstige Schnittpräparate solcher Tiere hinzielten, mißglückten mir, während es mir in verhältnismäßig kurzer Zeit gelang, von den Machiloideen brauchbare, später sogar vorzügliche Präparate herzustellen. Das Studium der einschlägigen Literatur zeigte mir zudem die großen Lücken in der Kenntnis des inneren Baues und speziell des Herzens der Thysanuren. So blieb ich bei dieser Gruppe stehen und wählte als Gegenstand meiner Untersuchungen das Rückengefäß der Machiloideen, Meinertellidae ausgeschlossen. Der merkwürdige anatomische Bau dieses Organes bot für die Untersuchungen große Schwierigkeiten und erforderte ein großes Vergleichsmaterial und lang andauernde, sorgfältige Beobachtungen. Nicht minder schwierig sind bekanntlich histologische Untersuchungen des Organes der Blutbewegung bei Insekten. Darum konnte neben diesen Geweben nicht auch noch das das Herz umgebende Perikardialgewebe einem gründlichen Studium unterzogen werden.

Als wichtiges Ergebnis meiner Arbeiten nenne ich folgendes: Zwischen Teutoniiden und Machiliden bestehen keine Unterschiede im Bau des Rückengefäßes oder wenigstens nicht solche, die für die Untersuchungen eine genaue Scheidung der beiden Familien erfordert hätten. Dies ist ein Grund, warum von einer genauen Bestimmung der Arten Umgang genommen wurde. Eine solche nach alter Art wäre überdies durch VERHOEFFS systematische Arbeit über Machiloidea (130) beinahe wertlos geworden.

Methoden der Untersuchung und Zubereitung des Materials.

Zur Untersuchung wurden nur selbst gesammelte Tiere teils lebend, weitaus mehr aber frisch fixiert verwendet. Diese wurden sowohl nach Zupfmethode mit Nadeln, als auch nach der Schnittmethode untersucht.

Die Zeichnungen auf Taf. I wurden nach frisch geschuppten Exemplaren mittelst Lupen von 5—30facher Vergrößerung angefertigt. Da zum Teil nach lebenden Tieren gezeichnet wurde, um natürliche Stellungen zu erhalten, konnte der Zeichenapparat nicht verwendet werden. Für die Untersuchung der äußeren Organisation dienten in Alkohol konservierte Individuen. Ausgestülpte Bläschen am Abdomen erhielt man durch warmen Alkohol nach dem Verfahren von OUDEMANS (95).

Zum Erweichen des Chitins und gleichzeitigen Fixieren der Weichteile wurden verwendet:

1. Henningsches Gemisch[1]. Dieses eignet sich besonders zur Herstellung von Totalpräparaten, da es diese durchsichtig macht; Muskelzüge können speziell in den Gliedmaßen gut studiert werden. Weil ich die Tiere wegen schlechten Eindringens der Fixierungsflüssigkeit, namentlich in die Ovarien, lang darin belassen mußte, wurde das Material für Schnittserien etwas zu spröde und dies in erhöhtem Maße, wenn es vorher in Zedernholzöl aufbewahrt gewesen war. Färbungen jedoch konnten alle beliebigen vorgenommen werden.

2. Mischung „Dokters van Leeuwen"[2] mit sehr gutem Erfolg; sie macht Totalpräparate etwas weniger durchsichtig, aber auch weniger spröde; letzteres zeigte sich besonders beim Schneiden mit dem Mikrotom. Alle möglichen Färbungen konnten mit derart fixierten Präparaten durchgeführt werden.

Fixiert wurde ferner mit Sublimat, Alkohol oder Flemmingscher Flüssigkeit. Nach Flemming fixierte Objekte nahmen nur sehr schwer Färbungen irgendwelcher Art an.

Als gute Färbmethoden erwiesen sich:

Totalfärbung in Boraxkarmin und Nachfärben mit Pikrin oder nach Blochmann. Die Blochmannsche Färbung kann prächtige Präparate geben, ist aber sehr subtil und erfordert viel Übung; zudem scheinen die Farben nicht von Dauer zu sein. Scharfe Differenzierungen ergibt die Totalfärbung in Hämalaun und ein Nachfärben mit Eosin oder einer anderen Plasmafarbe. Gute Resultate lieferten Schnittfärbungen entweder mit Hansens oder Böhmers Hämatoxylin und irgend einer Plasmafarbe, ausgezeichnete mit Ehrlichs Hämatoxylin und Orange; Präparate letzterer Art zeichnen sich durch klare, scharfe Kern- und saubere Plasmafärbung aus; sind die Schnitte etwas überfärbt, was vorteilhaft ist, so genügt ein kurzes Eintauchen in schwach angesäuertes Wasser (5—6 Tropfen Salzsäure in den Tubus) und tüchtiges Auswaschen. Die beste Färbemethode für Muskelgewebe ist auch hier die mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefolgt von leichter Plasmafärbung (Eosin, Fuchsin usw.).

---

1) Zeitschr. f. wissenschaftliche Mikroskopie 1900, Bd. XVII.

2) Über das Fixieren von Insektenlarven, besonders während der Metamorphose. Zool. Anz. 1908, Bd. XXXII.

Das Fortschwimmen der Schnitte wurde verhindert durch vorheriges Bestreichen der Objektträger mit Eiweißglyzerin oder durch Tauchen in Äther (nach 90% Alkohol), in dem eine ganz geringe Quantität Kollodium gelöst war; beim Hinaufführen durch Alkohol verschwand das Kollodiumhäutchen wieder.

Meine Proben mit sogenannter Doppeleinbettung fielen nicht gut aus; daher wurden sämtliche Tiere nur in Paraffin eingebettet. Da zog ich folgende Lehren:

Intakte Tiere, nach bewährten Regeln genau durch die verschiedenen Flüssigkeiten hinaufgeführt und eingebettet, ergaben höchst selten gute Schnitte. Müssen die Flüssigkeiten gut eindringen, so sind vorzugsweise vorhergehend Schnitte in den Thorax nötig, die auch den Magen treffen; andernfalls ist im Mitteldarm immer noch Luft und merkwürdigerweise auch in den Ovarien. Diese Erkenntnis kostete mich manche Enttäuschung und ungezählte Arbeitsstunden. Auch seitlich angeschnittene Tiere müssen lange in den Flüssigkeiten belassen werden. Ich notiere z. B.: van Leeuwensche Mischung 24 Stunden, 95%iger Alkokol 48 Stunden, 100%iger Alkokol 24 Stunden, Xylol 2 Stunden, Xylolparaffin 1½ Stunden, Paraffin dreimal gewechselt bis 24 Stunden. Eine genaue Norm kann nicht aufgestellt werden, da die Verhältnisse sich sozusagen bei jedem Tiere ändern. Totalfärbungen verlangen ein Vorfärben von fünf und mehr Tagen. Das Rückengefäß und die umliegenden Gewebe wurden mir viel seltener zerrissen, wenn ich z. B. bei Querschnitten vom Rücken her schnitt.

Wenn man Insekten untersuchen will, darf man sich durch viele unausbleibliche vergebliche Bemühungen, gute Schnitte zu erhalten, nicht entmutigen lassen. Besonders geschlechtsreife Tiere bieten zu den Schwierigkeiten des Chitins noch die des Dotters. Wer die Geduld nicht verliert, dem wird das histologische Studium der Insektengewebe die dafür verwendete Mühe reichlich lohnen.

Das Rückengefäß der Kollembolen.

Literaturauszug.

Als Vergleichsmaterial sollen hier aus der reichhaltigen, größtenteils gediegenen Literatur über Kollembolen (siehe einiges im Literaturverzeichnis) nur die für uns wichtigsten Daten hervorgehoben werden. Uns interessiert in erster Linie, was über

die Blutzirkulation und das Rückengefäß der Kollembolen bekannt ist.

Hören wir was Nicolet (93) über diese Verhältnisse inbezug auf „les Podurelles" sagt:

p. 49. „Ces secousses ou pulsations (des Blutes) dont le nombre varie avec l'âge correspondent exactement au mouvement de systole et de diastole de la partie antérieure du vaisseau dorsal; dans l'enfance, leur nombre est considérable; dans l'âge adulte il se réduit et varie entre 60 et 80 par minute." Eine Poduride, zwischen zwei flache leichte Gläschen gebracht, steigert die Herztätigkeit bis auf 160 Schläge per Minute.

p. 77. „Quoique le mouvement de translation du sang soit assez régulier, il est cependant sujet à des intermittences qui durent quelquefois plusieurs heures; le sang paraît alors s'arrêter tout-à-coup . . .; on n'aperçoit plus qu'un faible mouvement contractile du vaisseau dorsal. Cet état, dont la durée est plus ou moins longue, et qui paraît n'exercer aucune influence fâcheuse sur l'insecte, se termine par de nouvelles oscillations . . . ."

Das Rückengefäß beschreibt er ausführlich nach Lage und Gestalt. Uns dienen aber besser die Mitteilungen Sommers (118) über das Herz von Macrotoma plumbea; sie folgen hier auszugsweise:

p. 700—702: „Das Herz ziemlich gleichförmiger Schlauch vom 8. Abdominalsegment bis in den Thorax (siehe Fig. 26) zwischen den Längsmuskeln des Rückens. Beim Eintritt in den Mesothorax zur Aorta verengert, die bis in den Kopf zieht; deren Ende nicht festgestellt. Nach hinten das Herz vom 7. Abdominalsegment an konisch zulaufend, mittelst feiner Fibrillen an dorsaler Körperdecke befestigt. Hintere Öffnung auf der Spitze des kegelförmigen Endabschnittes nicht nachzuweisen. Fünf Paar Ostien mit Segmentgrenzen zusammenfallend; erstes Ostium auf Grenze des Meso- und Metathorax, letztes an Grenze des 7. und 8. Abdominalsegmentes. Zusammenfallend mit diesen Einlaßöffnungen fünf Paar Flügelmuskeln, deren Längsachse jeweils mit betreffender Segmentgrenze zusammenfällt. (Text und Zeichnung stimmen nicht zusammen, wahrscheinlich Zeichnung richtig, siehe Willem (135) p. 46). Jedes „Ostium" spaltartige spindelförmige, dorsoventral gestellte Unterbrechung des Konturs auf dem Seitenumfang des Herzschlauches (siehe Fig. 27), entstanden durch Einfaltung der Herzwand gegen das Lumen des Herzrohres und dessen Achse. Dadurch entstehen klappenartig ins Herzrohr mit einem Drittel der Herzbreite hineinragende Falten mit einem

vorderen und hinteren Blatt. Jedes Blatt halbmondförmig, stößt mit dem Nachbar auf dem firstartigen Scheitel der Falte zusammen . . . . Auf dem Vorderende dieser Blätter eine kleine spindelförmige Durchbrechung der sonst kontinuierlichen Herzwand; diese Öffnung ist also erst das eigentliche Ostium im Bereich der Herzklappen selbst."

Histologisch unterscheidet SOMMER an der Herzwandung eine Intima, eine Muscularis aus deutlich quergestreiften Ringmuskelbündeln und eine Lage feiner Fibrillen, die allseitig das Herz umfaßt. Diese Fibrillen sollen ihren Ursprung an den Flügelmuskeln nehmen.

Auf seine Beschreibung der Flügelmuskeln kommen wir später zurück.

PROWAZEK (106) findet bei Isotomaembryonen das Herz frühzeitig als dorsalen Spaltraum; es ist schlauchförmig, beginnt ungefähr am Anfang des 4. Abdominalsegmentes und verläuft ziemlich in gleicher Gestalt bis in den Mesothorax, wo es eine konische Verjüngung erfährt und eine Art Aorta nach vorne entsendet. Fünf Paare deutlicher und ein Paar kleiner Ostien, fast mit Segmentgrenzen zusammenfallend (siehe Fig. 24).

WILLEM (135) untersuchte den „Appareil circulatoire" einer ganzen Reihe von Kollembolengattungen; er gibt unter „Considérations sur l'évolution dans le groupe des Collemboles" (p. 69—70) unter anderen Merkmalen für seine „forme ancestrale de ce groupe" auch folgendes an:

„L'appareil circulatoire se compose d'un vaisseau dorsal débutant dans le septième segment, présentant six paires d'ostioles et se terminant antérieurement par une aorte péri-oesophagienne."

In Anpassung an verschiedene Lebensweisen erleidet bei den einzelnen Sektionen der Körper und damit auch die innere Organisation Umwandlungen; so besitzen die Poduriden 6, die Entomobryiden 5 und die Sminthuriden 2 paar Ostien; selbstverständlich ist auch das Herz entsprechend kürzer. Für die Kopfaorta werden überall die gleichen Verhältnisse angegeben und auch in den Längsschnitten gezeichnet und zwar von: Podura aquatica Pl. III, Fig. 2; Achorutes viaticus IV, 11; Anurida maritima VI, 13; Isotoma viridis VIII, 1; Sminthurus fuscus Kopf XIII, 1; Sminthurus fuscus, ganzes Herz XIV, 4. Ich gebe hier seine Beschreibung p. 16 (Poduridae) wieder:

„Le vaisseau dorsal débute par une extrémité close dans le septième anneau et se prolonge jusque dans le prothorax. Il présente sur son trajet six paires d'ostioles au niveau des segments accessoires (III, 2). La structure de ses parois et de ses valvules, la disposition des muscles alaires sont semblables à celles que SOMMER (118) a décrites chez Tomocerus. Cet auteur, cependant, n'a pas reconnu l'artère céphalique qui constitue le prolongement antérieur du vaisseau dorsal. Parvenu à la région postérieure de la tête ce prolongement enveloppe l'oesophage de telle façon que celui-ci perce sa paroi ventrale et accomplit la portion horizontale de son trajet dans un manchon formé par ce conduit sanguin (III, 2 et II, 4). L'aorte céphalique s'arrête, béante, au niveau de la commissure nerveuse périoesophagienne[1]); le liquide sanguin s'écoule dans le système des lacunes de la tête, pour passer ensuite dans le thorax et l'abdomen."

Eine solche Gestaltung der Kopfaorta ist für mich mehr als merkwürdig; leider gibt WILLEM keine Querschnitte, die unbedingt beweisend wären; um so mehr muß ich, gestützt auf meine Beobachtungen, bei Teutoniiden und Machiliden Zweifel hegen an der Richtigkeit dieser Angaben.

Das Rückengefäß der Thysanuren.

Literaturauszug.

„Les Thysanoures proprement dits ont fait l'object de travaux importants déjà nombreux" schreibt WILLEM (135) in der Einleitung zu seinem Abschnitt über die Thysanuren und nennt uns als die bemerkenswertesten Autoren GRASSI, OUDEMANS, FERNALD, NASSONOW und HAASE.

Betreffs der „zahlreichen" Arbeiten bin ich nicht gleicher Meinung; denn es sind meines Wissens außer obigen nur wenige Thysanurenforscher wie BECKER, BRUNTZ, HEYMONS und PHILIPTSCHENKO, SILVESTRI und VERHOEFF, die als „remarquable" (WILLEM) in Frage kommen. Wir verdanken in erster Linie GRASSI eine Anzahl von äußerst wertvollen vergleichenden Untersuchungen über die Thysanuren; seinen Arbeiten ebenbürtig reiht sich die von OUDEMANS zur Seite. Aber ich zweifle, daß einer der genannten Forscher mit WILLEM einverstanden sei, wenn er sagt: „Leur anatomie (des Thysanoures) est suffisament connue pour qu'il ne soit plus nécessaire d'en reprendre l'étude générale."

1) Von mir hervorgehoben.

Sie wußten und wissen sicher selbst am besten, daß an ihren an und für sich ausgezeichneten Arbeiten noch manches zu ergänzen ist. Was z. B. über das Rückengefäß der Thysanuren bekannt ist, macht absolut keinen Anspruch auf Vollkommenheit, kann doch WILLEM selbst über dieses Organ bei sämtlichen Gattungen der Thysanuren nach GRASSI, OUDEMANS und NASSONOW nur die Bemerkung machen:

„Vaisseau dorsal avec neuf paires d'ostioles."

Auch folgende Literaturauszüge werden mir Recht geben. In „Anatomia comparata dei Tisanuri" von GRASSI (55) finden wir auf p. 25 und 26:

„Il vaso dorsale è essenzialmente formato come in tutti gli altri insetti; così pure l'aorta. In Campodea, in Japyx (Taf. IV, Fig. 38) e in Machilis e forse in tutti i Tisanuri il vaso dorsale s'estende fino al margine posteriore del secondo anello toracico e perciò l'aorta resta relativamente corta . . .; gli ostî venosi sono per lo meno nove paia; corrispondono agli intersegmenti; il primo paia è tra il secondo e il terzo anello toracico; gli altri si trovano negli otto intersegmenti successivi. . . . Muscoli aliformi ben distinti non vennero da me riscontrati in alcun Tisanuri. Il diaframma dorsale o pericardico (Graber) esiste in quasi tutti i tisanuri, ma è assai imperfetto.

In parecchi tisanuri, e specialmente in Machilis, è qua e là evidente la traccia d'un sepimento che riunisce il vaso dorsale all' intestino. Ciò dimostra l'intimo rapporto di questi due organi . . .

Nei tisanuri tutti, ma più evidentemente in Lepismina, distinguasi una speciale lacuna sanguigna tra la catena ganglionare e l'intestino."

OUDEMANS (95) konstatierte nach Querschnitten bei Lepisma das Vorkommen eines Rückengefäßes, verweist bei Nicoletia, Campodea und Japyx auf GRASSI (53). Als wichtig sei hier das von Campodea Gesagte wiederholt (siehe auch GRASSI [1]), St. 385):

„Das Rückengefäß erstreckt sich vom zweiten Körpersegment bis zum Ende des Abdomens. Nach vorn setzt es sich als Aorta fort bis zum Kopf. Es ist umgeben von einer Muskelwand mit deutlich wahrnehmbaren Kernen. Die Klappen liegen zu neun Paaren auf den Segmentgrenzen. Hier und da gibt es einige Muskelfasern, die den Flügelmuskeln der Insekten analog sind. Das von GRABER bei ‚les vrais insectes' gefundene Diaphragma fehlt [2])."

1) GRASSI, I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Cenni anatomici sul Genere Nicoletia. Bulletino della Società Entom. Italiana. Anno Diciottesimo. Firenze 1886.

2) Von mir hervorgehoben.

Über das Organ der Blutbewegung von Machilis maritima (Latr.) kann Oudemans nach eigenen Untersuchungen etwas mehr berichten. Weil dies die einzigen ausführlichen Angaben sind, die für das Thema meiner Arbeit großen Wert haben, sollen sie in den wichtigsten Punkten wörtlich folgen. Genannter Forscher suchte das Herz herauszupräparieren, eine Operation, die er als sehr schwierig bezeichnet. Auch Querschnitte stellte er sich her, bemerkt aber darüber:

„Will man jedoch etwas von Flügelmuskeln und Ostien sehen, so erweisen sich Schnitte dazu ungenügend[1])".

Er fährt dann weiter:

„Ich konnte das Rückengefäß nach vorn verfolgen bis zur Grenze zwischen Kopf und Prothorax, nach hinten bis im 10. Segment. Der Querschnitt ist immer ein liegendes Oval. An den folgenden Stellen fand ich bei einem mittelgroßen weiblichen Exemplar folgende Maße:

Im Prothorax	hoch	0,082 mm	breit	0,115	mm
im ersten Abdominalsegment . . .	„	0,098 „	„	0,135	„
über der Vereinigung der Ovidukte	„	0,066 „	„	0,105	„
vorn im 10. Segment	„	0,035 „	„	0,068	„
hinten	„	0,015 „	„	0,038	„

„In der Mitte des Körpers ist mithin das Rückengefäß am umfangreichsten. Vorn ist das Gefäß natürlich offen, hinten ist es geschlossen. Die Muskelwand, die das Gefäß umgibt, besteht aus Ringmuskeln und ist sehr dünn. Nach hinten wird sie etwas dicker und zwar bis zu 0,007 mm[1])."

Nach Oudemans besitzt das Herz neun Paar Flügelmuskeln und ebensoviele Klappen in neun Segmenten, und zwar im Mesothorax, Metathorax und in den ersten sieben Abdominalsegmenten. Klappen sind wie in seiner Fig. 39 abgebildet „oder alle etwas mehr nach hinten", vielleicht „während der Präparation eine kleine Verschiebung stattgefunden", sodaß z. B. „die Klappen eigentlich auf den Segmentgrenzen liegen." Richtung der Klappen ziemlich schräg nach vorn. „die eingeschlagenen Ränder jedes Klappenpaares (bei durchfallender Beleuchtung) setzen sich (wahrscheinlich) noch ziemlich weit nach vorn fort und bilden dort einen spitzen Kegel, der bei

---

1) Von mir hervorgehoben.

der Systole der kopfwärts gelegenen Abteilung einen Verschluß nach hinten zu bildet."

„In der Umgebung der Ostien" (seine Fig. 40) ein „Streifen, wie GRABER (50) (Fig. 17 und 19), ihn abgebildet hat, wahrscheinlich eine festere Stelle in der Ringmuskelschicht."

„Die Flügelmuskeln sind sehr schwach entwickelt. Wegen ihrer außerordentlichen Zartheit und Feinheit war es mir (OUDEMANS) unmöglich zu entscheiden, ob sie ein „Perikardialseptum" bilden, wie GRABER, (50) p. 152 dieses bei den von ihm untersuchten Insekten wahrnahm. Ebensowenig konnte ich (OUDEMANS) ermitteln, ob das Rückengefäß von einem sogenannten Suspensorium an der Rückenfläche des Tieres festsitzt, wie GRABER (50) p. 151 dies von Oedipoda und Ephippigera angibt."

Zusammenfassung.

Bis jetzt ist nach der Literatur folgendes bekannt:

Sowohl bei Kollembolen, als auch bei Thysanuren setzt sich das Rückengefäß zusammen aus dem eigentlichen Herzabschnitt und aus einer Aorta. Das Ende letzterer ist bei den Thysanuren nicht festgestellt, findet sich aber bei Kollembolen (nach WILLEM) vor dem Kopfschlundring; es wird die Aorta vom Ösophagus durchbohrt, so daß ein Teil ihres Lumens oberhalb, der andere unterhalb des Ösophagus liegt. Das eigentliche Herz erstreckt sich bei Kollembolen und Thysanuren bis in den Mesothorax hinein entsprechend der verschiedenen Zahl von Körpersegmenten hat es bei den Kollembolen nicht überall die gleiche Länge und auch nicht die gleiche Ostienzahl: Poduriden sechs, Entomobryiden fünf und Sminthuriden zwei Paar. Bei den Thysanuren erstreckt es sich vom Mesothorax bis in das letzte Abdominalsegment hinein und besitzt neun Paar Ostien mit Klappen, die ziemlich mit den Segmentgrenzen zusammenfallen, wie dies übrigens auch bei den Kollembolen der Fall ist. Das Rückengefäß aller Apterygoten wird als hinten geschlossen angegeben. Über die Wandung ist bei den Thysanuren nur bekannt, daß sie aus Ringmuskeln mit großen Kernen besteht; bei den Kollembolen wird sie gebildet durch eine Intima, eine Muscularis und eine äußere Faserschicht. Flügelmuskeln des Herzens sind sicher nachgewiesen und sogar genauer beschrieben bei Kollembolen, nur sehr ungewiß aber bei den Thysanuren. Ähnlich steht es mit dem sogenannten Diaphragma.

Damit können wir auf die eigenen Untersuchungen eintreten; wir gliedern sie in die kürzeren makroskopischen und in die viel wichtigeren mikroskopischen Beobachtungen.

A. Makroskopische Beobachtungen.

Wie wir wissen, sind die frisch ausgeschlüpften Larven der Teutoniiden und Machiliden vollkommen unbeschuppt und fast durchsichtig. Es sollte demnach möglich sein, an solchen Tieren einiges über den Blutkreislauf zu erfahren. Leider kamen mir von den jüngsten Stadien nur sehr wenige zu Gesicht; sie sind zudem so zart, daß die kleinste unvorsichtige Berührung ihnen das Leben kostet. Dies kann aber sehr leicht sich ereignen, wenn man verschiedene Beobachtungen miteinander verknüpfen muß. Da ich bei jungen Tieren keinen Erfolg hatte, mußte ich bei ausgewachsenen etwas zu erreichen suchen. Zu diesem Zwecke brachte ich einzelne Individuen auf Objektträger, die mit einer dünnen Schicht dickflüssigen gewöhnlichen Klebgummis bestrichen waren. Der rasch eintrocknende Klebestoff verhinderte die Flucht der Tierchen. So konnten an den Tergiten die Schuppen leicht entfernt werden, ohne daß das Tier dabei Schaden gelitten hätte. An so vorbereiteten Exemplaren läßt sich das undeutlich durchscheinende Rückengefäß vom Mesothorax bis in das zehnte Abdominalsegment verfolgen. Man sieht also äußerlich nur den eigentlichen Herzteil. Durch die Tergitüberdachungen zerfällt dieser gleichsam in „Kammern". Die Beobachtung des Spieles dieser „Kammern" ist sehr interessant; am ausgesprochensten sind die Bewegungen im 6.—9. Abdominalsegment, in dem Abschnitte des Herzens, der, wie wir später sehen, anatomisch am eigenartigsten ist. Das gewöhnliche Bild dieses Teiles wird in Taf. II, Fig. 1 dargestellt; Fig. 3 gibt die Konstellation von Fig. 1 schematisch wieder. Danach sind die „Kammern" 8 und 9 in Dilatation, 7 in Systole, 6 dagegen in zunehmender Diastole; dabei erscheint Punkt A + Fig. 3 oder die entsprechende Segmentgrenze *ü* Fig. 1 als eine Art Angelpunkt, indem dort nie eine größere Erweiterung, wie z. B. an der Segmentgrenze zwischen 8 und 9 oder 6 und 7 zu erblicken ist. Auch die „Kammer" 7 ist nie so stark erweitert wie „Kammer" 6 und 8. Die größte Blutmenge scheint bei allen Teutoniiden und Machiliden nach der auffallend starken Herzerweiterung im 8. Abdominalsegment aufgenommen zu werden. Verengert sich das Herz bei C Fig. 3,

so vergrößert sich sein Lumen bei B. Mit anderen Worten: Der Herzabschnitt im 6.—9. Abdominalsegment ist für die Blutaufnahme besonders wichtig; es erweckt die Pulsation dieses Stückes den Eindruck, als ob ein Teil des Blutes nach vorn, ein anderer nach hinten gepreßt werde; der Vorstoß erfolgt dem Anscheine nach vor dem Rückstoß; daher bildet die Grenze zwischen 7. und 8. Abdominalsegment zugleich die Scheide des Blutstromes. Es entsteht dadurch eine Art Schlangenbewegung im Herzen.

Zur Zeit, da ich diese Herzpulsationen beobachtete, hatte ich noch keine Ahnung von dem merkwürdigen anatomischen Bau dieses Organes und war also bei meinen Beobachtungen nicht durch irgend etwas voreingenommen; um so verblüffender war dann für mich deren Übereinstimmung mit den tatsächlichen Verhältnissen des Rückengefäßes. Und nicht weniger überraschte es mich, als ich bald darauf in der Literatur durch CREUTZBERG (28) von ähnlichen Verhältnissen bei Ephemerenlarven vernahm (siehe weiter unten!).

Die Herzkontraktionen sind nicht immer regelmäßig; sie hängen sehr von den Bewegungen des Tieres ab. Verhält sich das Tier ruhig, so erfolgt gewöhnlich ein rhythmischer Wechsel von Kontraktion und Dilatation; man zählt dann 79—81 Pulsationen in der Minute bei einer Zimmertemperatur von 16—18°. Ihre Zahl kann aber ohne sichtbaren Grund auf 45 hinuntersinken oder bei außerordentlichen Kraftanstrengungen auf 100 und mehr sich steigern. Wiederum stockt der Herzschlag manchmal plötzlich längere Zeit oder es erstreckt eine Diastole im 8. Segment sich sogar über 2 Sekunden hinaus, wobei sich das Gefäß bis auf das Doppelte des gewöhnlichen Maßes erweitern kann; es erinnert diese Herztätigkeit lebhaft an die Atmungsvorgänge beim Menschen, bei denen oft nach langem, ruhigem Ein- und Ausatmen ganz unbewußt ein tiefer, langer Atemzug erfolgt.

Durch eine rasche ungewollte Bewegung beim Beseitigen der Schuppen wurde eine Machilide mit dem scharfen Messerchen durch das Chitin hindurch am Rückengefäß verletzt; dieses stellte jedoch seine Tätigkeit nicht ein, sondern unterbrach sie nur hin und wieder auf eine Viertels- oder eine ganze Minute, um sie dann zuerst sehr stark und unregelmäßig, nach und nach aber wieder in geordnetem Takt aufzunehmen, freilich in seinen Kontraktionen allmählich langsamer und schwächer werdend. Nach einer Viertelstunde erfolgten noch 75, etliche Minuten später

70 Schläge; dann wurde das Spiel des Herzens höchst unregelmäßig, bis es nach ca. einer Stunde ganz aufhörte. Der Tod aber stellte sich erst geraume Zeit nachher ein.

Die Tergite zur besseren Besichtigung des Rückengefäßes zu beseitigen, hätte keinen Zweck; denn infolge Koagulation des Blutes und Vermischung mit dem Fettkörper trübt sich die Leibesflüssigkeit bei jeder stärkeren Verwundung augenblicklich und bildet auch ebenso schnell ein undurchsichtiges Häutchen über die Wunde.

Vergleichen wir das soeben Gehörte mit p. 30 dieser Arbeit, d. h. mit dem, was Nicolet (93) bei den Kollembolen beobachtet hat, so finden wir eine weitgehende Übereinstimmung in der Herztätigkeit von Thysanuren und Kollembolen.

Gleich Oudemans versuchte ich, das Rückengefäß ganz heraus zu präparieren; wegen des dicht anliegenden Fettkörpers und der Feinheit der Gefäßwände ist das aber eine schwierige Operation. Meine dahinzielenden Versuche zeitigten keine ersprießlichen Resultate. Ich konnte jedoch nach den verschiedenen Zeiten einen großen Unterschied in der Zähigkeit der Gewebe konstatieren; bei mehreren im Herbst zerlegten Tieren waren alle Organe auffallend brüchig, beinahe wie morsch; weder Darm noch Geschlechtsorgane brachte ich, entgegen früheren guten Erfolgen, unbeschädigt heraus, geschweige denn gar das Herz. Nach all den vergeblichen Versuchen hätte ich somit meine Arbeit aufgeben müssen, hätte ich mich abschrecken lassen durch Oudemans Bemerkung (siehe p. 34 unserer Arbeit). Bei meinen Untersuchungen bewährte sich umgekehrt die Schnittmethode ausgezeichnet.

Mehrere Machiliden wurden in heißem Sublimat fixiert und dann des Chitinkleides beraubt, freilich ohne für das Rückengefäß mehr zu erreichen; ein solches enthäutetes Tier zeigt Taf. II, Fig. 4; wir sehen da nur, wie das Blutgefäß liegt, daß es im vorderen Teil des Mesothorax verschwindet (auch in Fig. 2) und scheinbar im 10. Abdominalsegment endet, daß ferner im Todesmoment der vordere Abschnitt in Diastole, der hintere in Systole gewesen sein muß; die schwarzen Punkte geben Teile des Fettkörpers (*f*) an. Fächermuskeln lassen sich nicht nachweisen. Oudemans Zeichnung (Taf. III, Fig. 39) kann demnach nicht nach der Natur gezeichnet sein; sie stellt Lage und Verlauf der Fächermuskeln ganz unrichtig dar (siehe weiter unten!).

B. Mikroskopische Untersuchungen.

I. Anatomie des Rückengefäßes der Machiloideen.

1. Die Teile des Rückengefäßes und deren Lage.

Das Rückengefäß der Machiloideen erstreckt sich in der dorsalen Mittellinie durch den ganzen Körper hindurch. Es zerfällt anatomisch und histologisch in drei Teile, nämlich in Aorta, eigentliches Herz und Schwanzarterie.

Das Herz beginnt mit engem Lumen im 10. Abdominalsegment, erweitert sich aber sofort zur ersten „Kammer", entfernt sich zugleich von dem Enddarm, dem es mit seinem Hinterende aufliegt und nähert sich mehr dem dorsalen Integument, ohne es aber zu erreichen. Es hält nun streng die Mitte inne zwischen den dorsalen Längsmuskeln und zieht als ein dünnwandiges Rohr bis in den Mesothorax hinein, wo es sich allmählich dem Mitteldarm zuneigt. Oudemans (95) hat an einer Machilis maritima (Latr.) das Lumen des Rückengefäßes gemessen; die erhaltenen Zahlen (siehe p. 34 unserer Arbeit) lassen ihn schließen, dieses Organ sei wohl allgemein „in der Mitte des Körpers am umfangreichsten". Dieser Schluß ist meiner Ansicht nach nicht zwingend, denn die gebotenen Maße können einfach verschiedenen Kontraktionsstadien entsprechen. Wie ich meinen zahlreichen Präparaten entnehme, dürfte die Herzform in der Textfig. 2 im allgemeinen den natürlichen Verhältnissen am ehesten entsprechen (Herz nicht in Tätigkeit). Es wäre demnach übereinstimmend mit Oudemans Annahme das Herz wirklich im Mesothorax und in den ersten drei Abdominalsegmenten am weitesten und es würde nach vorn in dem Thorax an Weite ganz wenig verlieren und auch nach hinten langsam, im 10. Abdominalsegment rasch sich verengern, um auf dem Enddarm in die Schwanzarterie überzugehen (Taf. II, Fig. 8). Diese nun sucht kaudal- und dorsalwärts den Vorderrand des Filum terminale (*f t*) zu erreichen und zieht der Basalmembran innig anliegend an der dorsalen Innenseite dieses mittleren Körperanhanges gerade nach hinten, dabei ziemlich gleiches Lumen behaltend. Das Hinterende der Arterie war in keinem Präparat mit Sicherheit nachzuweisen; daß es aber offen sein muß, unterliegt keinem Zweifel. Die Arterie kann meines Erachtens nicht bis in den hintersten Teil des Filum terminale gehen, da dieser sehr oft abbricht und dadurch also die Blutzirkulation gestört würde.

Große Schwierigkeiten boten die Untersuchungen am Vorderende des Herzens.

Im Mesothorax tritt das Herz aus der bis hierher inne gehabten mehr oberflächlichen Lage (Textfig. 2 oder Taf. II, Fig. 2 und 4) heraus und steigt in der Höhe der Ösophagusmündung in den Magen zu diesem hinunter und zwängt sich im wahren Sinn des Wortes zwischen den kleinen Magenblindsäcken hindurch zum Ösophagus hin. Mittlererweile ist seine Wandung eine andere geworden oder richtiger ist das Herz in eine Aorta übergegangen. Über die Wandungsverhältnisse der Aorta im Bezirk der Magenblindsäcke habe ich nur ein deutliches Bild erhalten, das jedoch gut die der Aorta eigen angehörige Wandung erkennen ließ. Die Aorta ist gewöhnlich zu einem schmalen Schlitz, dessen Höhenaxe der des Tierkörpers entspricht, zusammengepreßt; sehr oft verschwindet das Aortenlumen vollständig oder dann sind hier in Unmenge Blutkörperchen, die eine klare Erkenntnis der Sachlage verhindern. Diese Umstände erklären uns, warum bis jetzt dieser Übergang der Aorta auf den Ösophagus von den Forschern vollständig übersehen wurde. Die Speiseröhre dient gleichsam als Träger des Blutgefäßes, der dieses bis zu dem Schlundring hin befördert, wo dessen Wandungen dann in den bindegewebigen Hüllen des Schlundringes aufgehen. Das Lumen der Aorta bleibt bis zum offenen Vorderende stets das gleiche.

Textfig. 2. Schematischer Längsschnitt durch eine Machilide. *Th.* Thorax; *Abd.* Abdomen; *F. t.* Filum terminale; *ao* Kopfaorta; *aok* Aortenklappe; *h* Herz; *hk* Herzklappe; *do* Doppelostien des 8. u. 9. Abdominalsegmentes; *ar* Arterie; *ak* Arterienklappe; *fa* Facettenauge; *gk* Ganglienkette; *oes* Ösophagus; *md* Mitteldarm; *ed* Enddarm; ← → Richtung des Blutstromes; *Mgh* Malpigsche Gefäße; *sch* Scheidewand; *f. t* Filum terminale.

Stellen wir unsere Resultate denen früherer Forscher gegenüber, so finden wir:

Oudemans (95) hat auf Pl. III, Fig. 39 das Vorderende des Herzens zu weit nach vorn verlegt; das eigentliche Herz reicht nur bis in den Mesothorax und nicht in den Prothorax hinein; genannter Forscher konnte demnach das Rückengefäß (er spricht nicht von einer Aorta) nicht „bis zur Grenze zwischen Kopf und Prothorax verfolgen"; denn nach meinen Erfahrungen kann Machilis maritima (Latr.) darin kaum eine Ausnahme machen. Das Hinterende des Rückengefäßes im Sinne Oudemans ist, wie letzterer angibt, im 10. Abdominalsegment; die wahren Verhältnisse in diesem Segment hat aber genannter Forscher nicht erkannt. Das Rückengefäß (eigentliches Herz) ist hinten nicht geschlossen, wie er sagt (s. p. 34 unserer Arbeit), sondern es setzt sich als Schwanzarterie noch weit nach hinten fort.

Den gleichen Irrtum in bezug auf das Hinterende des Rückengefäßes der Machiloideen treffen wir in allen Arbeiten, in denen überhaupt davon die Rede ist [Grassi (55), Willem (135)]. Es wird Aufgabe neuer Forschungen sein, zu untersuchen, ob nicht auch bei den übrigen Thysanuren sich andere Verhältnisse ergeben, als wie sie bis dahin angenommen wurden.

2. Ostien und Klappen.

Das eigentliche Herz gestaltet sich in seinen Ostien und Klappen ganz eigenartig. Es ist nach vorn gegen die Aorta und nach hinten gegen die Arterie durch Klappen abgegrenzt; die vordere bezeichne ich als Aorten-, die hintere als Arterienklappe. Sie beide sind so gelagert, daß sie mir selbst bei sehr aufmerksamem Studium lange entgingen und noch länger unverständlich blieben. Nur sehr günstige Präparate bringen Klarheit über sie. Kennt man einmal ihre Lage, dann kann man sie so ziemlich in allen Präparaten nachweisen, wenn auch oft nur sehr unvollständig.

Die Aortenklappe liegt noch im vorderen Drittel des Mesothorax, ziemlich nahe der Segmentgrenze, auf der sie vielleicht ursprünglich sich lagerte. Da dort Herz und Aorta sich gegen den Magen und den Ösophagus biegen, so wird auch die Klappenebene geneigt, oft beinahe horizontal. Es ist daher ein glücklicher Zufall, wenn man die Klappe in Quer- und Horizontalschnitten sieht; leichter zu finden, doch vollkommen unverständlich ist sie in Sagittalschnitten (Taf. IV, Fig. 36 *a* u. *b*, *kl*). Bei den

erstgenannten zwei Schnittarten muß man sich gewöhnlich begnügen mit Bildern, wie wir eines auf Taf. III in Fig. 12 sehen. Ich versuchte Rekonstruktionen nach solchen Bildfolgen vorzunehmen; aber ich erhielt Gebilde, aus denen ich nicht klug wurde; danach hätte man sich die Klappe höchstens als eine löcherige Membran vorstellen können. Die in den Schnitten getroffenen Teile lassen sich eben infolge ihrer Zartheit unmöglich scharf abgrenzen. Als ich bereits meine Bemühungen, mir diesen vorderen Herzabschluß verständlich zu machen, aufgeben wollte, führte mich der Zufall in einer sonst nicht gerade tadellosen Serie auf einen Schnitt, wie Taf. IV, Fig. 38 ihn zeigt. Dieser läßt an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Ganz das gewöhnliche Herzklappenbild (*kl*), der von den Klappenhälften freigelassene Spalt in seiner Richtung, wie bei den hinteren Klappen (siehe später), dem Höhendurchmesser des Gefäßes entsprechend. Es ist eine Doppelklappe, gebildet durch zwei „halbmondförmige", mit Kernen versehene, dünne Membranen. — Die Bezeichnung „halbmondförmig" („Semilunarklappen" nach Weismann[1])), die in der Literatur gebraucht wird (siehe Sommer p. 31 unserer Arbeit), ist eigentlich in unserem Falle unrichtig. Die beiden Klappenhälften würden zusammen wohl ein Gebilde ergeben nicht unähnlich dem Glastrichter, wie man ihn oft an sich selbstregulierenden Tintengefäßen sieht; nur wäre der Trichter nicht so lang und die Trichteröffnung nicht rund, sondern eine sehr breit gepreßte (hier der Höhe nach stehende) Spalte; wir müßten uns ferner vorstellen, durch die Pressung seien zwei Kanten entstanden und vom Trichterende bis weit zur Mündung hinauf geschlitzt. — Die großen Kerne sehen den Muskelkernen der Herzwandung sehr ähnlich; danach könnten die Membranen muskulös sein. Die beiden Klappenhälften links und rechts an der Gefäßwand lassen, wie dies aus der Zeichnung (Taf. IV, Fig. 38 *kl*) leicht ersichtlich ist, das Blut in die Aorta strömen, verhindern dagegen das Zurückfließen. Die Zeichnung bestätigt zudem das von der Aorta Gesagte; wir sehen den Eintritt der Aorta (*ao*) in den Engpaß zwischen den beiden Magenblindsäcken (*mb*).

Wem die Aortenklappe jetzt noch nicht klar sein sollte, den wird Taf. IV, Fig. 37 genügend belehren. Diese Figur könnte

1) Weissmann, Aug., Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864. Weissmann, Aug., Die Metamorphose von Corethra plumicornis 1866. Zeitsch. f. wiss. Zool., 1866 Bd. XVI.

zwar sehr leicht zu einem Trugschluß verleiten; die Kenntnis der Schnittrichtung, gegeben durch punktierte Linie in Fig. 37 *b* wird uns davor bewahren: Der untere Teil der Zeichnung gehört ins Gebiet der Aorta, der obere zum Herzen; ein Schnitt weiter nach vorn würde uns ganz in die Aorta versetzen und uns zugleich den noch fehlenden oberen (vorderen) Teil der beiden Klappenhälften bringen. Oder ergänzen wir in Gedanken diese beiden hier sichtbaren unteren (hinteren) Klappenstücke (*kl*) bis zur oberen Wandung des Herzens (*h*), so haben wir die beiden Mondsicheln (so erscheinen sie in der Zeichnung) mit dem dazwischen liegenden Spalt (*klsp*), und ein Zweifel über die Gestalt dieser Aortenklappen kann wohl kaum mehr bestehen.

Einer Andeutung dieser Aortenklappe begegnete ich nirgends in der Literatur über die Thysanuren und auch nicht in der über die Kollembolen. Etwas verschieden von der hier beschriebenen Klappe ist die Klappe, welcher Herbst (66) bei Scutigera und Scolopendra am Übergang des Herzens in die Aorta cephalica begegnete. Siehe seinen Text p. 22, p. 29 und seine Taf. IV, Fig. 26!

Die Arterienklappe verdient diesen Namen mit vollem Recht; denn sie liegt ganz im Anfangsteil der Arterie drin, ist aber dem Ursprung nach wahrscheinlich eine Partie des Herzens. Sie bietet dem Studium ähnliche Schwierigkeiten wie die Aortenklappe. In den meisten Präparaten ist die Arterie so eng zuzammengezogen oder gepreßt, daß von der Klappe in ihrem Anfang nichts oder kaum eine Spur zu bemerken ist. Man kann hunderte von Quer-, Längs- und Horizontalschnitten unter dem Mikroskop durchgehen, ohne ein rechtes Bild dieser Klappe zu bekommen. Hat man das Glück, auf eine Bilderserie zu stoßen, wie eine auf Taf. III in Fig. 22 *a—f* in einigen Hauptetappen dargestellt ist, so kann man sich schon einigermaßen eine Vorstellung machen, auch wenn es sich um etwas geschrumpftes Material handelt, vielleicht dann noch eher, als an ganz gut fixiertem. Wir schreiten, diesen Figuren folgend, in der Arterie von hinten nach vorn. Der erste Schnitt (*a*) bringt das Bild von mehreren ins Arterieninnere ragenden Muskelfasern mit Kernen; der zweite (*b*) gibt Anzeichen von einer bogenförmigen Vereinigung der Fasern, die sich im dritten Schnitt (*c*) wirklich vollzieht; der Bogen wird nun zusehends höher, die Streber oder Muskelfasern legen sich mehr zur Seite, d. h. an die Seitenwandung des konischen Innenrohres; denn mit einem solchen haben wir

es hier zu tun. Dies verraten die folgenden Schnitte, in denen das Rohr merklich weiter wird, indem die obere Wandung immer mehr der dorsalen Aortenwandung sich nähert, bis sie ganz in diese übergeht. Taf. IV, Fig. 34 bekräftigt uns noch in der Auffassung dieses Arterienabschnittes als Doppelrohr; die Fältelung des inneren Rohres ist möglicherweise ein Kunstprodukt. Fig. 35 spricht wieder für einen gelappten Hinterrand des eingestülpten Gefäßteiles, wie er schon nach Taf. III, Fig. 22 *a*, *b* anzunehmen war. Auf eine Einstülpung von vorn nach hinten muß man schließen, wenn man ein der Taf. IV, Fig. 31 entsprechendes Bild sieht. Was man zuerst bezweifeln wollte, beweist sie beinahe genügend: Die Klappe richtet sich nach hinten in die dem Herzen gegenüber schwach erweiterte Arterie hinein. Wollte man jetzt noch an der Klappennatur zweifeln, so müßte darüber der Schnitt, dem Taf. IV, Fig. 32 entnommen ist, vollständig Licht verschaffen; der prächtige Schnitt in Fig. 33 wäre kaum mehr nötig, dokumentiert aber ausgezeichnet die Anwesenheit und Beschaffenheit der Arterienklappe. Ein glückliches Zusammentreffen von drei Schnitten analog den auf Taf. IV in Fig. 32, 33 u. 35 gezeichneten, würde im Augenblick erläutern, was sich für mich erst nach lang sich hinziehenden sorgfältigen Untersuchungen ergab:

Die Arterienklappe scheint entstanden zu sein durch eine Einstülpung des etwas zugespitzten hinteren Herzendes in die Arterie; dabei wurde der Hinterrand des engen Rohres zerschlitzt, ähnlich wie in grobem Vergleich der Spengler dies mit Blechrohren macht, die er ineinander stößt; möglicherweise war dies Hinterende früher wie bei anderen Insekten geschlossen und öffnete sich erst sekundär, sofern die Arterie sekundär erworben wurde. Die untere Wandung des Rohres verklebte sich mit derjenigen der Arterie oder wurde resorbiert. Diese Erklärung beruht natürlich nicht auf genetischen oder embryologischen Befunden, doch erleichtert sie uns das Verständnis dieser Verhältnisse.

Jeder Lappen des Hinterrandes trägt gleichsam zur Beschwerung einen großen Kern (Taf. IV, Fig. 32 und 33); durch An- und Übereinanderlegen dieser Lappen mit Kernen wird ein vorzüglicher Verschluß bewerkstelligt, jedoch — gegen hinten, also gegen den theoretischen und bei der Mehrzahl der Insekten auch tatsächlichen Blutstrom nach vorn. Es ist aber nur ein scheinbarer Widerspruch: Für eine Blutzufuhr von hinten sind

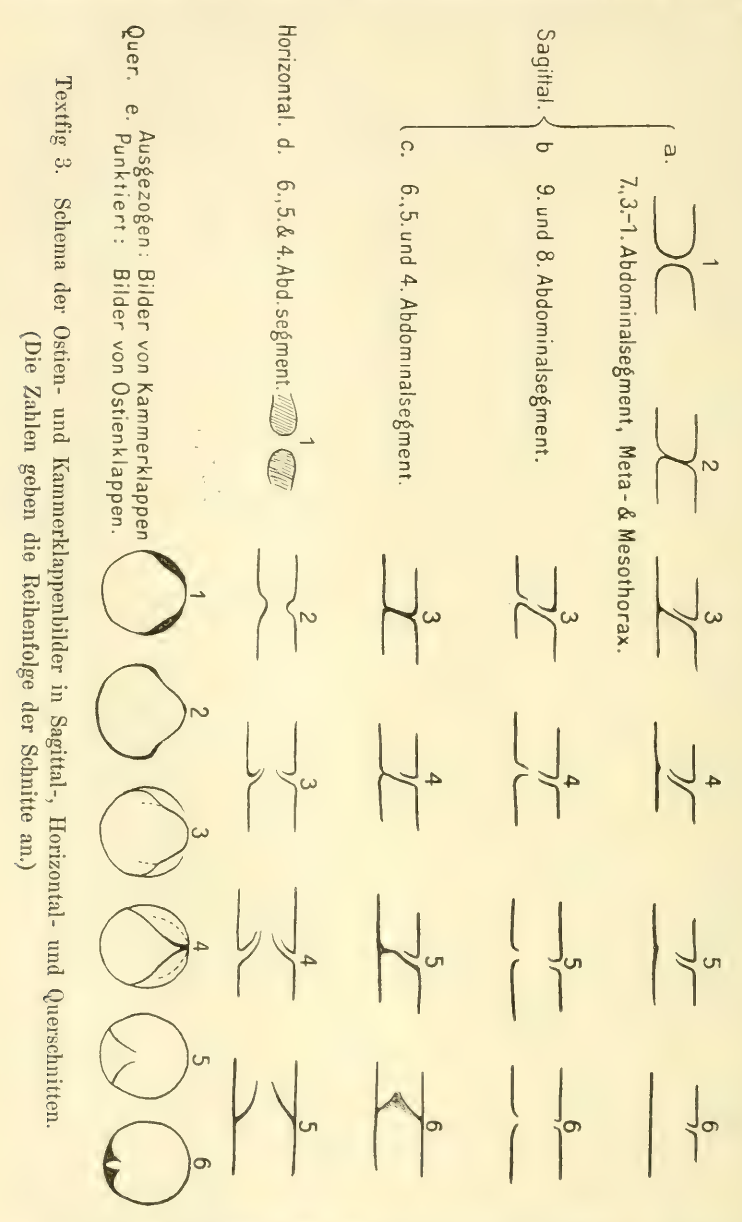
so viel ich weiß alle Insektenherzen verschlossen; darin stimmt demnach die Machiloideengruppe mit den anderen Abteilungen überein. Sie unterscheidet sich jedoch von den meisten anderen Insekten dadurch, daß sie Blut über das Herzende hinaus noch viel weiter nach hinten in geschlossener Bahn leiten kann und zwar in das im Verhältnis zum Tier auffallend lange Filum terminale. Der gewöhnliche Druck, der für die Blutzirkulation im Körper genügt, wäre kaum imstande gewesen, das Blut in diesen Schwanzfaden hinein zu treiben. Deshalb die Bildung einer Schwanzarterie, die vom Herzen aus reichlich mit Blut versorgt wird und es in das Filum terminale ergießen läßt. Wir werden darüber weiter unten noch hören.

Bevor ich auf ähnliche Zustände in anderen Insektengruppen eingehe, möchte ich sämtliche Ostien und die übrigen Klappen im Machiloideenherzen beschreiben.

Das Herz erstreckt sich, wie wir bereits wissen (Textfig. 2) durch 11 Segmente hindurch. Auf die hintere Hälfte eines jeden Segmentes entfällt ein Paar dorsaler Ostien; zu diesen gesellt sich im 8. und 9. Abdominalsegment je ein Paar ventraler Ostien (Taf. III, Fig. 21). Diese außergewöhnlichen Verhältnisse sind sicher eine Folge der nicht minder außergewöhnlichen Anforderungen, die in diesem Bezirk an die Blutzufuhr gestellt werden. Wir finden nun durch die anatomischen Untersuchungen bestätigt, was wir glauben, makroskopisch beobachtet zu haben (p. 36 und 37). In diesem Herzabschnitt strömt das Blut einesteils nach vorn, anderenteils nach hinten; Kammerklappen im 6., 5. und 4. Abdominalsegment (Taf. III, Fig. 15—20) verwehren den Rückstrom aus dem Herzen; durch die Arterienklappe hingegen empfängt die Arterie wohl Blut, gibt es aber an dieser Stelle nicht wieder zurück. Die Blutzufuhr durch die dorsalen Ostien allein muß nicht genügt haben; neue Ergußquellen ins Herz wurden notwendig.

Diesen ventralen Ostien gegenüber verhielt ich mich selbst sehr skeptisch, obschon sie mir gleich bei Beginn meiner Untersuchungen auffielen, ich vergewisserte mich daher des Genauesten ihrer Existenz. Bei so zarten Herzwandungen wäre es nicht unmöglich, in bezug auf Ostien einen Irrtum zu begehen; ein Riß, eine Einbuchtung verursacht durch das Mikrotommesser oder die Präparation, können leicht eine natürliche Herzöffnung vortäuschen. Wenn aber eine solche Lücke in der Wandung mit klappenartigen Einstülpungen an ihren Rändern sich durch Herz-

schnitte derselben und verschiedener Serien an gleicher Stelle wiederholt, kann sicher kein Zweifel über ihren Ostiencharakter bestehen.



Textfig 3. Schema der Ostien- und Kammerklappenbilder in Sagittal-, Horizontal- und Querschnitten. (Die Zahlen geben die Reihenfolge der Schnitte an.)

Die stets wiederkehrenden Herzbilder in Sagittal-, Horizontal- und Querschnittserien lassen sich den verschiedenen Herzregionen nach folgendermaßen schematisieren: (Textfig. 3).

Da wir bei allen Horizontal- und Sagittalschnitten Bilder ähnlich den Schematas in Fig. 3*a* u. *d*, 1—2 erhalten, muß das Herz in der Ostiengegend ringförmig eingeschnürt sein; diese Einbuchtung ist dorsal und ventral am schwächsten, an den beiden Seitenwänden bei den Ostien am stärksten. Das Herz erscheint dort ähnlich einem dünnen Metallrohr, auf das man seitlich oben (hier rechts und links der dorsalen Mittellinie) gegen innen und vorn mit einem nicht allzuscharfen Instrumente drückt: zuerst gibt das Metall nach, buchtet sich ein; doch plötzlich fahren wir mit dem Werkzeug durch die Wandung ins Lumen des Rohres; ziehen wir das Instrument heraus, so sperrt sich der eingedrückte Teil etwas dagegen, endlich gibt er nach und als Spuren verbleiben Loch (im Herzen eher ein Schlitz) und Einbuchtung. Die eingestoßenen Ränder versehen beim Rückengefäß zugleich Ostien- und Klappendienst.

Lang (86) erklärt in These 56 die Ostien als verbliebene Einmündungsstellen von Darmvenen in das Rückengefäß. In unserem Falle, wo die Ostien nicht einfache Öffnungen, sondern ins Herzinnere vorspringende kurze Röhren sind, könnten wir uns jedes Ostium durch Einstülpung eines letzten Ansatzstückes der Venen, das gewissermaßen vom Blutstrom mitgerissen wurde, entstanden denken. Es müßten diese Ostien nachträglich aus den Segmentgrenzen heraus nach vorn gerückt sein; denn tatsächlich liegen sie im Segment drin, doch immer hinter dessen Mitte. Nach der Theorie von Lang (86) müßten die Ostien primitive, d. h. gleichzeitig mit dem Herzen entstehende Bildungen sein. Popovici-Baznosanu (103) dagegen schreibt (p. 640):

„Enfin d'après les observations que j'ai faites en étudiant les jeunes larves des Insectes les ostia ne sont pas des formations primitives, ils apparaissent plus tard, dans un état plus avancé de développement. Cette observation a été faite aussi par d'autres auteurs (Viallanes aux larves des Limnobides, Schneider, au coeur des larves de Corethra des Phryganides).“

Obwohl diese Angaben von bewährten Forschern gemacht werden, wäre es doch denkbar, daß die Ostien ihnen einfach entgangen wären, wenn es sich nämlich um solche primitivster Art handeln würde: Einfache Öffnungen in der Herzwand ohne jegliche Klappenanhänge, die nur in den allergünstigsten Fällen nachzuweisen wären. Ähnlichen Schwierigkeiten begegnete z. B. Pantel (98) bei der Untersuchung des „valvules du tronçon intermédiaires“ am Rückengefäß der Larve von Thrixion hali-

dayanum Rond. Ein Rückengefäß ohne Ostien bleibt, wo es auch konstatiert würde, zum mindesten etwas Merkwürdiges und es ist immer noch fraglich, ob ein solches dann einen ursprünglichen Zustand repräsentiere.

Über die Kammerlappen (Taf. III, Fig. 15—20) könnte wiederholt werden, was auf p. 42 über die Aortenklappe gesagt wurde. Der Ausdruck Mondsichel für die Klappenhälften würde stimmen, wenn letztere in eine Ebene fielen; dies ist nicht der Fall, sonst müßte ja die Klappe ohne besondere Sperrvorrichtungen [1]) dem Blutdruck nach hinten eben so gut nachgeben, wie nach vorn. Eine Stellung wie sie auf Taf. IV in Fig. 36 gezeichnet ist, entspricht kaum natürlichen Verhältnissen, sondern ist wohl auf den plötzlichen unnatürlichen Tod zurückzuführen. Solch fragwürdigen Bildern begegnet man in den Schnittserien hin und wieder. Die gewohnte alte Erklärung der Herzkammerung, nach der letztere durch Einstülpung je eines hinteren konischen in einen vorderen weiteren Teil des Herzens entstanden sein soll, ist sicher eine leicht verständliche (siehe auch Verson (131), p. 1315). Es müßte diese Ineinanderschiebung gerade das Herzwandstück mit den klappenlosen Ostien betroffen haben, so daß die Öffnungen auf den Vorder-Innenrand der Einfaltung zu liegen gekommen wäre. Dabei wären dann die doppelten Lagen der Falten zusammengewachsen und hätten nur die Ostienkanäle frei gelassen, weil da ein Verschmelzen infolge des ständigen Blutzuflusses unmöglich gewesen wäre. Eine genügend starke Einstülpung hätte naturgemäß Kammer- und Ostienklappen zugleich ergeben. Die Kammerklappen hätten in diesem Fall die Form eines Trichters mit kreisrunder Öffnung. Das trifft für die Machiloideenherzen nicht zu. Die Klappenöffnung ist eine der Höhe nach stehende Spalte. Wir können also obige Erklärung nicht anwenden; wir müssen uns vielmehr vorstellen, die beiderseitigen Ostieneinstülpungen seien so tief gewesen, daß die oberen und unteren Ränder ihrer Mündungen sich in der Mitte berührt hätten, oder vielmehr die Buchtungen gegen dorsale und ventrale Mittellinie ausgelaufen wären. Ähnlich wie oben geschildert, wären dann die Doppel der Faltungen seitlich unten verschmolzen und es hätten sich so die Öffnungen bis auf die Ostienkanäle vermindert. Das Herz wäre so dorsal und ventral nicht oder nur sehr wenig eingebuchtet worden. Auf diese Art hätten nicht halbmondförmige, sondern linsenquerschnitt-

1) Solche konnte ich nirgends entdecken.

ähnliche Klappenhälften entstehen müssen. Und so werden sie, von der Fläche gesehen, in Wirklichkeit im Machiloideenherzen auch sein; daraufhin deuten Schnitte aller Richtungen. Exemplare, bei denen entweder im 4., 5. oder 6. Abdominalsegment der Kammerverschluß dem Anschein nach kein kompletter ist, würden in der Klappenbildung nach obigem Modus auf einem Mittelstadium stehen geblieben sein. Vielleicht gehören sie einer bestimmten gleichen Altersstufe an; das konnte ich leider nicht entscheiden[1]). Solche Klappenmängel deuteten nur die Sagittalschnitte an; diese sind aber meist etwas unsicher und manchmal schwer verständlich. Fig. 14, 15 und 18 (Taf. III) geben die Ostien- und Klappenregion des 4.—6. Abdominalsegmentes einer Lepismachilis nach dem gleichen Sagittalschnitt wieder. Letzterer führt der Länge nach vorn beinahe mitten durchs Herzrohr, hinten trifft er es mehr seitlich; nach diesen Bildern besteht nur im 6. Abdominalsegment ein vollkommener Verschluß. Er wird aber ebenfalls mangelhaft, schreiten wir hier der Mitte zu; der Klappe begegnen wir erst wieder mehr auf der anderen Seite (Fig. 20*a* und *b*). Ein sicherer Schluß ist folglich unmöglich.

Die beiden Figg. 20*a* und *b* (Taf. III) sind übrigens wertvoll, weil wir dort das Blut durch Ostien ins Herz und nach vorn strömen sehen. Stellen wir die Figg. 14, 15, 18 und 20*a* und *b* (Taf. III), sämtliche nach Schnitten durch das nämliche Tier, der Fig. 13, einem Schnitt durch das 2. Abdominalsegment eines anderen Tieres gegenüber, so bemerken wir sofort den großen Unterschied zwischen einer Herzgegend mit und einer solchen ohne Kammerklappe. Trugschlüsse wären möglich nach Fig. 17 und 19 (Taf. III); diese könnten eine obere und untere Klappe vortäuschen; doch verbindet ein durch den Schnitt gestreiftes Stück der nach vorn gerichteten welligen Klappe die beiden Teile. Fig. 16 (Taf. III) zeigt eine eigenartige Klappenstellung im 5. Abdominalsegment einer Machilis; leider fehlt in diesem Schnitt der untere Herzteil; er dient aber vorteilhaft zur Veranschaulichung

1) Siehe auch Popovici-Baznosanu (103) Schema für die Entstehung der Ostienklappen. Wie verschieden übrigens die Ostien, ihre Klappen und die Ventrikelventile sein können, zeigt besonders die Arbeit von Jaworowski (79), sofern dessen Befunde auch durch heutige vollkommenere Untersuchungsmethoden sich bestätigen. Auch die von Herbst (66) bei Chilopoden gefundenen Ostienklappen decken sich nicht mit denen von Machiloidea. Siehe seine Taf. V, Fig. 30 *a*—*d* und Text. p. 28—29.

der Klappenkerne, wie übrigens auch Fig. 13 (Taf. III). Den Beweis für die Existenz der unteren Ostien im 9. Abdominalsegment erbringt Fig. 21 (Taf. III).

Ganz unzweideutige Bilder bieten Horizontal- und etwas von oben nach unten schiefe Querschnitte (entgegen der Aussage von Oudemans, der übrigens an Totalpräparaten die Kammerklappen bemerkt hat, sie aber für alle Segmente andeutet). Durch erstere lassen sich sowohl die unteren Ostien, als auch die Kammerklappen nachweisen. Während bei gewöhnlichen Ostien nach Bildern wie Textfig. 3, Schema *d*, Nr. 3 sie darstellt, die Ostienklappen sich allmählich verkürzen, die Ostien sich schließen und die Herzwandung weiter abwärts vollkommen glatt wird, bleibt das Klappenbild Nr. 5, Schema *d* durch alle Schnitte und ändert sich naturgemäß erst mit den untersten Schnitten, indem sich dort die Klappenteile in der Wandung verlieren. In Querschnitten (Textfig. 3, Schema *e*), erscheinen die gewöhnlichen Ostienklappen ungefähr wie die punktierten Linien sie angeben; die vollausgezogenen Linien geben die Bilder der Kammerklappen schematisch wieder.

3. Die Blutzirkulation der Machiloideen, verglichen mit der anderer Insekten.

Die eigenartige Blutzirkulation im hinteren Teil des Herzens existiert nicht nur bei Machiloideen, sondern auch bei anderen Insekten. Die ersten diesbezüglichen Beobachtungen machte Verloren[1]) bei den Ephemerenlarven. Seine Mitteilungen ergänzt und berichtigt Creutzberg (28). Ich beziehe mich nur auf den letztgenannten Autor. Dieser fand bei Ephemerenlarven eine gefäßartige Erweiterung der Schwanzborstenkanäle im letzten Hinterleibssegment mit dem Rückengefäß in direkter Verbindung.

„Sie empfängt bei Zusammenziehungen des Herzens einen Teil der im hintersten Abschnitte desselben befindlichen Blutmenge, welche sie durch selbständige Kontraktionen in die Kanäle der Schwanzborsten treibt. Der am vorderen Ende des Gefäßes befindliche Klappenapparat besteht aus zwei der Symmetrieebene des Leibes parallelen

---

1) Verloren, M., Mémoire en réponse à la question suivante: éclairci par des observations nouvelles le phénomène de la circulation dans les insectes en recherchant si on peut la reconnaître dans les larves des différents ordres de ces animaux. Académie royale de Belgique (Extrait du tome XIX des mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers).

Membranen, die als Fortsätze des Rückengefäßes nach hinten gerichtet und in einer Einstülpung des Gefäßes befestigt sind. . . . Diese Membranen legen sich aneinander, wenn das Rückengefäß sich ausdehnt und öffnen sich, wenn es sich zusammenzieht, wodurch natürlich ein von vorn nach hinten gerichteter Blutstrom erzeugt wird."

Nach Popovici-Baznosanu (106) hat Zimmermann 1880 bei Cloë diptera, Cloë binoculata, Palingenia longicauda, Vayssière 1882 bei Cleopsis gleiche Verhältnisse entdeckt, und er selbst kann diese Befunde für alle Larven der Ephemerinen verallgemeinern: Das Herz verzweigt sich nach hinten in die drei Schwanzfäden. Die letzte Herzkammer ist ohne Ostien, hat dagegen eine nach hinten gerichtete Klappe.

„Le vaisseau caudal est un organe indépendant, ayant ses parois propres. Quelquefois ce vaisseau est bien séparé de l'hypoderme, d'autrefois il est si intimement attaché à l'hypoderme qu'on distingue à peine ses parois."

Also auch in letzterer Beziehung ähnlich wie bei Machiloideen. Das Vorkommen dieser Schwanzgefäße begründet er folgendermaßen: Die Schwanzfäden dienen zum Schwimmen, sind also unentbehrliche Organe, müssen regeneriert werden können; dies ist nur bei schneller und starker Nahrungszufuhr möglich. — Wozu dient aber das sich sicher auch regenerierende Filum terminale bei den Machiloideen?

Derselbe Autor (103) fand unter den Amphipoden bei Phronima sedentaria ein Herz mit drei ungleich entwickelten Ostienpaaren, einer nach vorn gerichteten Klappe am Vorderende und eine rückwärts laufende am Übergang des Herzens in die „aorte abdominale", wie er sie nennt. (Dazu seine Textfig. 9). Merkwürdigerweise fehlen, wie bei den Ephemerinen, in der hintersten Herzkammer die Ostien, während die Machiloideen im Gegensatz dazu ihre Zahl noch vergrößert haben. Für letzteres Verhalten konnte ich in der Literatur keine Analogien finden.

Wer den Literaturauszug zu Anfang des zweiten Teiles meiner Arbeit oder die mit unseren Tieren sich befassende Literatur durchgeht, wird leicht erkennen, welche weitgehenden Differenzen sich zwischen den Ergebnissen vorliegender Arbeit und den Resultaten früherer Autoren in Hinsicht auf das Rückengefäß der Machiloideen ergeben. Das Schema des Thysanurenherzens mit neun Ostien, geschlossenem Hinterende und kurzer Kopfaorta wird nun nicht mehr zu Recht bestehen können.

Bevor ich zusammenfasse, möchte ich ganz kurz auf die auffallende Übereinstimmung in der Lage der Vorderenden von Herz und Mitteldarm aufmerksam machen. Auch das Hinterende des eigentlichen Herzens und des resorbierenden Darmabschnittes sind im Endsegment ziemlich auf gleicher Höhe. Eine gewisse Beziehung zwischen dem ostientragenden Teil des Rückengefäßes und der resorbierenden Darmpartie im Sinne Langs (86) (These 58) kann hier nicht bestritten werden. [Siehe Winterstein (136) und Jordan (80)!].

4. Zusammenfassung.

Das Rückengefäß der Machiloideen (abgesehen von Meinertellidae, die nicht zur Untersuchung gelangten), besteht aus Kopfaorta, eigentlichem Herzen und Schwanzarterie.

Das eigentliche Herz streicht der dorsalen Mittellinie entlang, dem Körperintegument näher als dem Darm, vom vorderen Rande des 10. Abdominalsegmentes bis nahe an den vorderen Segmentrand des Mesothorax, also durch 11 Segmente hindurch. Dem entsprechend besitzt es in jedem Segment, dem hinteren Segmentrand näher als dem vorderen, ein Paar dorsaler, im 8. und 9. Abdominalsegment diesen gegenüber zudem noch je ein Paar ventraler Ostien, sämtliche mit Klappen versehen. Zu den Ostienklappen gesellen sich im 4., 5. und 6. Abdominalsegment Kammerklappen. Die Ostien liegen unmittelbar vor den Kammerklappen, d. h. die Hinterlippen der Ostien dienen zugleich als Kammerklappen. Letztere sind nach vorn gerichtet und lassen Blut nur nach vorn fließen. Eine ähnliche Klappe an der Grenze zwischen Kopfaorta und pulsierendem Herzteil im Mesothorax verhindert das Rückströmen des Blutes zum Herzen. Durch das offene Hinterende des Herzens dagegen tritt Blut in die Schwanzarterie, dem durch eine nach hinten gerichtete konische, am Ende gelappte Klappe der Rückweg verschlossen wird.

Die Kopfaorta läuft zwischen den Magenblindsäcken hindurch und auf dem Ösophagus nach vorn bis zum Schlundring, wo sie mit weiter Öffnung aufhört.

Die Schwanzarterie steigt im 10. Abdominalsegment vom Enddarm kaudal- und dorsalwärts zur oberen Körperhülle des Filum terminale hinauf und zieht dessen Hypodermis gewöhnlich innig anliegend bis weit in diesen Schwanzfaden hinein. Ihr Hinterende muß offen sein, konnte jedoch nicht sicher festgestellt werden.

II. Topographische Beziehungen des Rückengefäßes zu den umliegenden Geweben und Organen, sowie dessen Befestigung. Das Perikardialseptum.

Wir schreiten in der Beschreibung dieser Verhältnisse durch den Machiloideenkörper von hinten nach vorn, durchgehen gleichsam eine Querschnittserie.

Die Arterie schmiegt sich im Filum terminale meistens eng an die Basalmembran der Hypodermis an; zur Ausnahme kann zwischen den genannten Gebilden eine Schicht Bindegewebe liegen (Taf. 6, Fig. 67*a*). Eine zarte bindegewebige Hülle umgibt das Blutgefäß und gleitet seitlich auf die Basalmembran des Körperepithels über. Als bald dünnere, bald dickere Schicht belegt dies Bindegewebe die innere Wandung des Schwanzfadens, in sich die Tracheenverzweigungen bettend (Taf. II, Fig. 9). Das Lumen der Arterie nimmt nach vorn nur sehr wenig zu; das Gefäß plattet sich gewöhnlich etwas ab und durchtritt im hinteren Körperteil eine Scheidewand (Taf. II, Fig. 8, Taf. III, Fig. 26—29*sch*), die oben breit an der Basalmembran des Schwanzfadens ansetzt und so auf eine kürzere Strecke die Arterie umfaßt. Letztere entfernt sich von der Rückenwand, bleibt auf eine kurze Spanne noch mit ihr durch Bindegewebe verbunden, steigt dann frei ins 10. Abdominalsegment hinunter (siehe Taf. II, Fig. 8 und Textfig. 2) und nähert sich dem Darm. Dieser schickt ihr nicht selten Bindegewebefäden zu; in einem Präparat erweckte die Verbindung den Eindruck eines dünnen Muskelzuges, der scheinbar von der Längsmuskulatur des Darmes ausging (Taf. III, Fig. 25*m*). In der Mehrzahl der untersuchten Tiere berührt die Arterie den Enddarm, verbindet sich aber nur ganz lose durch Bindegewebe mit ihm. Bei anderen Exemplaren gelangen Arterie und Darm nicht zur Berührung; in solchen Fällen kann ein nur durch wenige Schnitte zu verfolgender feiner Bindegewebsstrang ähnlich einem Septum die beiden Organe verbinden oder ein Zusammenhang vollkommen fehlen. In dieser Körperregion beginnt ganz unvermittelt das äußerst zarte Diaphragma oder Perikardialseptum. Hier treffen wir ferner auf die Hinterenden des Fettkörpers, der sich zwischen dorsalen und ventralen Längsmuskeln einerseits, Darm und Körperhülle anderseits ausbreitet. Als ein ungemein subtiler Faden strebt in den Querschnitten das Septum von den unteren Flanken der Arterie schräg abwärts an Darm und dorsalen

Längsmuskeln vorbei den oberen Rändern des Fettkörpers zu. Es besitzt große, flach gedrückte Kerne, die man schön sieht, wenn das Diaphragma durch den Schnitt mehr in der Fläche getroffen wird. In manchen Präparaten, wo es sehr nahe an die dorsalen Längsmuskeln herantritt, möchte man es beinahe als deren losgerissene Hülle betrachten, besonders da es nun rechts und links an die Seitenwandung des Rückengefäßes und von dort aus an die Oberseite der Längsmuskeln bindegewebige Fäden abschickt (Taf. III, Fig. 22*a*—*f*): Fäden in den Querschnitten; in Wirklichkeit sind es Membranen, die äußere Abgrenzung des Perikardikalgewebes[1]). Das erkennen wir auf den nächsten Schnitten, wo sich zwischen sie und das Gefäß dieses großzellige Gewebe einschiebt. Wir sind nämlich mittlerweile beim eigentlichen Herzen angelangt. Das Perikardialseptum ist weitaus in den meisten Fällen sehr intim durch Bindegewebe mit der Herzwandung, der es hart anliegt, auf einen breiten Streifen verknüpft (Taf. III, Fig. 23*b*); doch gibt es auch Tiere, wo es von ihr fast gelöst ist. An seinem Charakter als Septum ist nicht zu zweifeln, da an der vorderen Grenze des 10. Abdominalsegmentes bereits die ersten Fächermuskeln an dasselbe herantreten. Mit einem Male werden die Verhältnisse am Ende des 9. Abdominalsegmentes und hauptsächlich im 8. Abdominalsegment komplizierter.

Das Perikardialgewebe zu beiden Seiten des Herzens umfaßt sichelförmig die Innenseite der dorsalen Längsmuskeln. Bei jüngeren und „fetten" alten Tieren kommt ihm segmental von außen um die Längsmuskeln herum der Fettkörper entgegen; ebenso wuchert dieser auf der unteren Seite des Diaphragmas gegen die Körpermitte hinein, erreicht sie aber selten ganz. Im gleichen Maße wie er nach innen vorschreitet, verkürzt sich für den Beobachter das Diaphragma und beschränkt sich bei den einen Tieren schon vom 8. Abdominalsegment an, bei anderen erst weiter vorn im Abdomen, vielleicht vom 7. oder 6. Segment an, auf ein kaum sichtbares lückenhaftes Häutchen zwischen den beiderseitigen Perikardialgeweben oder verschwindet für das Auge ganz. Schritthaltend mit seiner Verkürzung hat es auch seine Verbindung mit der Herzunterseite auf eine immer schmälere Fläche reduziert und bildet zuletzt nur noch die Tangente an

1) Ein Verhalten, das ganz an die Zustände bei Scolopendra [Heymons (71)] erinnert und wohl auf einen ähnlichen Entwicklungsverlauf zurückzuführen ist.

den hier rundlicheren Herzquerschnitt, gibt jedoch die Berührung nicht auf. Da das Perikardialseptum als Grenze zwischen Perikardialgewebe und Fettkörper wegfällt, ist es nicht mehr möglich, diese beiden Gebilde voneinander zu trennen. Nur durch die Flügel- oder besser Fächermuskeln werden sie jeweils an den Segmentgrenzen wieder voneinander geschieden. Wir haben dort Bilder, wie ein solches auf Taf. VI, Fig. 71 gezeichnet ist, während in den Segmenten drin die Verhältnisse denen auf Taf. II, Fig. 7 in linker Zeichnungshälfte dargestellten entsprechen. Die Fächermuskeln, deren von mir elf gefunden wurden, dienen jedenfalls neben anderer Funktion als ein äußerst wichtiger Träger des Herzens.

Wenn von Perikardialgewebe doch noch gesprochen wird, so ist damit nur das in nächster Nähe des Herzens gelegene netzartige Gewebe gemeint, das sich über der ideellen Flügelmuskelebene befindet. Ob physiologisch eine solche Scheidung gerechtfertigt ist, erscheint zweifelhaft, da Zellstruktur und Zellkerne von Fettkörper und Perikardialgewebe selbst in Präparaten, die in FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert wurden, einander vollkommen gleichen.

Das Perikardialgewebe ist der wahre Träger des Herzens, es begrenzt dieses Gefäß links und rechts und schickt immer wieder feine Bindegewebsfasern an dasselbe ab, besonders starke von seiner oberen Begrenzung aus zur dorsalen Herzwandung. Es verwächst dorsal mit der Hypodermis der Tergite; linker und rechter Flügel lassen zwischen sich und der Herzoberseite immer einen trapezförmigen Raum frei, in dem sich Blut ansammelt, um von da in die Ostien zu strömen; Blutkörperchen finden wir hier und da auch zwischen der seitlichen Herzwandung und dem Perikardialgewebe. Zwischen Herzrohr und Vorderrand der Tergite und über denselben hinauf zwischen vordere und hintere Tergite schiebt sich ein Stück zelliges Gewebe (Taf. III, Fig. 14 und 15 *pc*?), eine Art Polster, dessen wahren Charakter ich nicht erkennen konnte. Ein bei vielen Machiloideen sehr lückenhaftes, bei anderen fast vollkommenes Septum zieht sich von der dorsalen Mittellinie des Herzens zum Körperepithel hinauf (Taf. III, Fig. 15; Taf. VI, Fig. 71), das Rückengefäß an letzterem aufhängend.

Mit dem Darm hat das eigentliche Herz keine Verbindung. Es treten zwischen diese beiden Organe Fettkörper und Malpighische Gefäße, in den vorderen Abdominalsegmenten und im Thorax die Geschlechtsorgane. Diese können namentlich bei

Weibchen mit fertiggebildeten Eiern das Rückengefäß ganz an das dorsale Integument hinaufstoßen oder es zwischen dem Perikardialgewebe, das dann wie ein gepreßter Schwamm erscheint, so zusammendrücken, daß man es sogar unter dem Mikroskop kaum entdeckt. Irgendwelche Verbindung, die auf einen genetischen Zusammenhang zwischen Genitalsystem und Perikardialseptum hinweisen würde, konnte ich bei den zur Untersuchung verwendeten Tieren nicht bemerken [s. HEYMONS (71) p. 82 ff.].

Im vorderen Drittel des Mesothorax mündet das Herz in die Kopfaorta, die, wie früher geschildert, sich von der Oberfläche entfernt und sich tiefer in den Körper hineinsenkt. Als ob er das Herz nicht loslassen wollte, verknüpft sich der Fettkörper noch besonders gut mit dem vorderen Ende desselben und hält es fest; nach oben mit dem Körperepithel verwachsend und nach vorn in den Kopf ziehend, macht er in Sagittalschnitten häufig den Eindruck, wie wenn er das Herzende recht eigentlich an sich, d. h. nach vorn reißen wollte. Zwischen die Magenblindsäcke vermag er ihm hier nicht nachzudringen; da muß sich die Aorta ja den Durchgang beinahe erzwingen. Ihre Wandung verwächst dabei teilweise innig mit den Magenausstülpungen. Wo die letzteren ihr mehr Platz lassen, ist die Aorta und mit ihr der Ösophagus durch Bindegewebe wie von einem Strickwerk umgeben, durch dessen Maschen nicht selten mehr oder weniger Blutkörperchen sich winden. Die ganz lose Verbindung der Aorta mit dem Ösophagus über und neben dem Sympatikus wird wiederum durch Bindegewebe lückenhaft bewerkstelligt (Taf. IV, Fig. 41 und 42). Vor den kleinen und zwischen den beiden großen Blindsäcken gewinnt bei vielen Tieren der dorsale Fettkörper nochmals auf eine ganz kurze Strecke Raum. Er muß dann aber den oberen (vorderen) Kopfdrüsen Platz machen (Taf. II, Fig. 5). Neben der Aorta sind meistens feine Tracheenzweige zu bemerken, die wahrscheinlich von den beiden Hauptästen des Kopfes (obige Fig. *t*) herstammen.

Wo sich die Aorta dem oberen Kopfganglion nähert, verlaufen von ihr aus dorsalwärts zwischen dem Drüsengewebe hindurch wieder feine Fasern, oft wie feine Lamellen eines nicht verschmolzenen Septums (Taf. IV, Fig. 42); sie verteilen sich aber nur auf wenige Schnitte und verlieren sich im Drüsengewebe oder vorn in der Ganglienscheide.

Unter den Augennerven hindurchziehend (Taf. II, Fig. 6) erreicht die Aorta schließlich das obere Schlundganglion (Taf. IV

Fig. 43); ihre obere Wandung verschmilzt mit der bindegewebigen Hülle des Ganglions; die untere hingegen schiebt sich auf dem Ösophagus noch zwischen die Schlundkommissuren vor und verliert sich dort in der Ösophaguswandung (Taf. IV, Fig. 40).

Zusammenfassung.

Die Arterie verkittet sich durch Bindegewebe im Filum terminale mit der Basalmembran der dorsalen Hypodermis. Bindegewebige Häutchen oder Fasern verbinden sie nur lose mit dem Enddarm. Das eigentliche Herz hat keine Verbindung mit dem Darm. Es wird getragen durch Fächermuskeln, Perikardialgewebe und durch eine Art mehr oder weniger lückenhaftes Septum zwischen ihm und dem Rücken. Der Ösophagus ist das Stützlager der Kopfaorta; Bindegewebe heftet sie ferner fest an die Magenblindsäcke, sehr leicht an Ösophagus, dorsale Kopfdrüsen und oberes Schlundganglion.

III. Histologie des Rückengefäßes.

Das Rückengefäß der Thysanuren war bis dahin meines Wissens noch nie Gegenstand spezieller histologischer Untersuchungen. Nur OUDEMANS (95) macht eine kurze Bemerkung über die Ringmuskulatur des Machilisherzens (siehe p. 34 unserer Arbeit!). Etwas ausführlichere histologische Angaben über das pulsierende Organ der Kollembolen verdanken wir SOMMER (118) (siehe p. 31 unserer Arbeit). Reichere Kenntnis über die Histologie der Blutgefäße müssen wir uns jedoch aus Arbeiten über andere Insekten oder Arthropoden überhaupt holen und deren gibt es eine stattliche Zahl sehr guter. Von den neueren sind in erster Linie zu nennen die histologischen Studien von BERGH (3 u. 4). Dieser Autor orientiert uns kurz und trefflich über frühere histologische Arbeiten. BERGHS Befunde werden in schönster Weise bestätigt und ergänzt durch die kürzlich erschienene Arbeit von ZAWARZIN (138). Auf andere Arbeiten wird an passender Stelle aufmerksam gemacht; im übrigen gibt unser Literaturverzeichnis einige Wegleitung.

Wir gehen sofort über zu unseren eigenen Untersuchungen und Beobachtungen am Rückengefäß der Teutoniiden und Machiliden.

1. Die Wandung des eigentlichen Herzens. Der Perikardialraum und das Perikardialseptum.

Trotz ihrer Zartheit ist die Herzwandung dieser Tiere kein uniformes Gebilde; Intima, Muskularis und Adventitia partizipieren an ihrem Aufbau (Taf. V, Fig. 58, Fig. 59*a*, *b*, *c*). Der vornehmste Komponent ist die Muskularis. Breit abgeplattete, halbringförmige Muskelzellen reihen sich, je zwei einander gegenüber, zu einem dünnwandigen Hohlzylinder Seite an Seite. Die Verwachsungsnähte der geraden Kanten dieser durch je eine Muskelzelle gebildeten Halbringe, die nach embryologischen und histologischen Befunden bei anderen Arthropoden dorsal und ventral liegen, konnten an meinen Präparaten nicht festgestellt werden, da ich sie nicht speziell darauf behandelt hatte. Seitlich sind die Bänder oder Muskelzellen besonders in Präparaten, die man durch Eisenhämatoxylin geführt hat, wenn man auch keine Grenznaht sieht, gewöhnlich gut abgegrenzt; denn es berühren sich die Fibrillenbündel der einzelnen Zellen nicht, sondern lassen schmälere oder breitere Lücken zwischen sich offen, so daß man im gleichen Herzanschnitt zehn und mehr solche Zellenbänder aneinandergereiht sehen kann, immer ein prächtiges Bild, vorzüglich dann, wenn die großen Kerne sichtbar sind und fast in einer Reihe der Herzachse parallel angeordnet daliegen, ähnlich wie in Taf. V, Fig. 56, teilweise auch in Taf. V, Fig. 54*a*, *m*, *k*. Die Größe der Kerne können wir am besten nach Taf. V, Fig. 51 beurteilen, wo wir Kerne von Perikardialgewebe, Adventitia, Blutkörperchen und Muskularis auf kleiner Fläche nahe zusammen finden. Taf. V, Fig. 60 gibt ferner einige Muskelkerne der Herzwandung sehr stark vergrößert wieder (Ölimmersion); zum Vergleich sind in Fig. 61 Körpermuskelkerne und in Taf. V, Fig. 63 ein Blutkörperchen danebengestellt. Im Kerninnern fällt in erster Linie der große Nukleolus auf; um ihn gruppieren sich bald mehr, bald weniger, nie viele Chromatinkörner, die in einzelnen Kernen (Fig. 60*b*) wie durch ein Netzwerk miteinander verbunden sind. Sie unterscheiden sich dadurch und durch den scharf abgegrenzten Nukleolus immer vom Kern der Blutkörperchen, das zudem viel mehr Chromatinkörner besitzt. Eine gewisse Ähnlichkeit zwischen Herzmuskel- und Körpermuskelkern ist hingegen nicht zu leugnen. Einzelne der Muskulariskerne dehnen sich nicht nur in der Fläche, sondern auch in der Höhe bedeutend aus und springen dann stark ins Herzlumen vor. Sie liegen nämlich immer auf der Innenseite

der Muskelschicht, wie dies Fulmek (43) am Rückengefäß der Mallophagen, Pantel (98) am Herzen von Thrixion halidayanum, Weismann am Rückengefäß der Larve von Musca vomitoria und Leydig am Herzen anderer Insekten konstatieren konnte. Bergh (4) dagegen findet bei Stratiomyslarven die genannten Kerne an der Außenseite des Herzmuskels, Gadzikiewicz (44) bei gewissen Arachnoiden mitten in den Muskelzellen drin. Für die Lagerung der Herzmuskelkerne der Arthropoden kann folglich kein Schema aufgestellt werden. Welche Ursachen eine so verschiedene Anordnung hervorrufen, wird wohl schwerlich je anzugeben sein. In Taf. V, Fig. 53 ist die Herzwandung inwendig, in Fig. 51 auf der Außenseite angeschnitten; deshalb überqueren für uns in letzterer die Fibrillenbündel die Muskelkerne, während in ersterer die Kerne frei vor uns liegen und ihre reihenweise Anordnung zeigen. So absolut regelmäßig sind die Kerne zwar nicht immer gelegen; nach anderen Schnitten gibt es auch Zellen mit mehr als einem Kern (Taf. V, Fig. 57).

Die Fibrillenbündel breiten sich in der Muskelzelle zu einer dünnen Schicht aus und ergeben so, parallel nebeneinander ums Herz verlaufend, verhältnismäßig sehr breite Bänder. In etwas geschrumpften Präparaten verlieren sie jeden gegenseitigen Kontakt fast vollständig (Taf. V, Fig. 51); dann ist eine Querstreifung der Muskeln sehr schwer zu erkennen. Um so schöner ist sie in Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin behandelt wurden. In einer besonders günstigen Horizontalschnittserie konnte man klar und deutlich zwischen den plasmatischen Säulchen der kontraktilen Elemente die *Z*-Linie sehen; überall hatte man in dieser Serie unter dem Vergrößerungsglas Bilder, wie sie Taf. V, Fig. 56 *a* mit und Fig. 56 *b* stark vergrößert und ohne Zeichenapparat gemacht wiedergibt. Gestützt darauf kann als sicher festgestellt gesagt werden: Die Ringmuskulatur des Machiloideenherzens ist deutlich quergestreift und besitzt die sogenannte *Z*-Linie. (In Fig. 56, Taf. V sind die Kerne in tieferer Einstellung des Tubus gezeichnet, um ihre Anordnung zeigen zu können; eigentlich sollten sie von der Muskelschicht überzogen sein.) Die Querstreifung tritt auf allen Präparaten hervor, nur höchst selten so schön wie in oben beschriebenen Schnitten; wir bemerken sie in Fig. 57 und Fig. 60 *b* (Taf. V), doch fehlt da die *Z*-Linie. In seiner sehr klaren „Monographie d'une larve parasite“ bietet uns Pantel (98) prächtige Bilder von Herz- und Aortenwandung mit quergestreifter Muskulatur.

in der die Z-Linie immer scharf hervortritt. Merkwürdigerweise macht aber PANTEL nicht besonders darauf aufmerksam.

Die Muskularis scheidet nach innen eine feine hyaline, homogene Intima ab, die wir auf allen Schnitten (und Zeichnungen) der Herzwandung sehen (s. die Zeichnungen Taf. V!). Diese besitzt niemals Kerne, noch irgend eine Zellkonstruktur; wir fassen sie mit BERGH (4) als „die Summe der Sarkolemmas der Innenseite“ auf.

Was genannter Autor und andere über ihre Fältelung sagen, bewahrheitet sich hier wieder: Ist das Herz in Systole, so legt sich die Intima in feine Falten, die, wären sie derber, leicht eine Längsstreifung vortäuschen könnten. Wie ein solcher Zustand das Bild der Querstreifung trübt, veranschaulicht Fig. 53 (Taf. V). Daß diese Längslinien nicht der Muskelschicht angehören, zeigt ihr ununterbrochener Verlauf durch die Bänderlücken; darüber täuscht uns auch nicht ihr Zusammenfallen mit der Querstreifung. Bedeutend klarer tritt diese Fältelung der Intima in Fig. 36 *b* (Taf. IV) am Ansatz der Aortenklappe zutage; man bemerkt sie überhaupt nicht selten an Klappenansätzen. In Fig. 51 (Taf. V) schimmert die Intima zwischen den Fibrillenbündeln durch und erweist sich da als vollkommen glatt; dafür erscheint sie gerieselt, wahrscheinlich infolge des ihr aufgelagerten Sarkoplasmas, dem sie ihre Entstehung verdankt.

Ob die Muskularis auch nach außen eine zarte Grenzmembran abscheidet, ist weit weniger leicht festzustellen. Meines Erachtens muß eine solche vorhanden sein, denn sonst würde an den Stellen, wo die Adventitia fehlt, das Sarkoplasma bloß liegen, was bei einer so hoch entwickelten Muskelzelle nicht anzunehmen ist. Ich glaube in der Tat auf solchen Strecken eine äußerst zarte Grenzmembran bemerkt zu haben, (Taf. V, Fig. 59 *a* und *c*, *gr*).

Unzweifelhafter präsentiert sich die Adventitia. Diese bindegewebige Hülle erstreckt sich über alle Herzgebiete, doch nicht lückenlos; an manchen Herzstellen sieht man nicht eine Spur von ihr. Wo sie sichtbar ist, erweist sie sich als eine dünne farb- und strukturlose Schicht, der reichlich längliche, hier und da ganz wunderlich gekrümmte Kerne eingelagert sind (Taf. V, Fig. 51, 52, 54, 58, 59), manchmal zwei aneinanderstoßend. Vorzüglich am Hinterende des eigentlichen Herzens liegen der Adventitia in der Längsrichtung des Gefäßes verlaufende Fasern an (Taf. V, Fig. 51). Mehr nach vorn werden sie bedeutend spärlicher: sie sind überhaupt sehr zart und in Schnitten nicht häufig zu sehen.

Anastomosen gehen sie nicht ein, sondern streichen parallel nebeneinander her (Taf. V, Fig. 52). Sie dürften den elastischen Fasern der Autoren entsprechen und nehmen ihren Ursprung jedenfalls aus den Fächermuskeln (s. dort!). Mit ihnen dürfen wir nicht verwechseln die Fältelungen oder gar Fetzen der Intima (Taf. V, Fig. 53 *if*). Spindelförmige Körperchen (Taf. V, Fig. 52 *sp*), wie sie von Graber (50) zuerst entdeckt wurden, sind auch hier mit der Adventitia verkittet; da sie immer in der Längsrichtung des Rückengefäßes, also wie die elastischen Fasern streichen, fügen sie sich wie Kerne dieser Fasern ins Gewebe ein.

Wir müssen an dieser Stelle nochmals auf das Perikardialgewebe und dessen Beziehungen zum Herzen zurückkommen und dabei auch das Perikardialseptum wieder berücksichtigen. In einem vorhergehenden Abschnitt drückten wir uns aus, das Diaphragma beginne ganz unvermittelt und zwar, ergänzen wir hier, noch im Bereich der Schwanzarterie. Damit hebt zugleich ein eigentlicher Perikardialraum an. Zu seiner ventralen Abgrenzung durch das Perikardialseptum tritt unmittelbar nachher eine seitliche durch die äußere Umhüllungsmembran des Perikardialgewebes (Taf. III, Fig. 22, Taf. IV, Fig. 34 und 35). Da das Perikardialseptum im 10. und 9. Abdominalsegment ziemlich vollständig ist, dürften wir hier mit Graber (50) oder mit dem jüngeren Autor Heymons (71) den ganzen Raum über dem Septum (darin also auch Längsmuskeln) als Perikardialraum auffassen, weiter vorn aber nicht mehr. Hin und wieder treffen wir gerade an der Stelle, wo die beiden Häute sich trennen, einen Kern, der seiner Lage nach der einen oder anderen angehören kann oder vielleicht den gemeinschaftlichen Ursprung derselben bedeutet (Taf. VI, Fig. 69 die Fortsetzung der Zeichnung in Fig. 68 nach links, stärker vergrößert).

Wenn weiter vorn das Perikardialgewebe sich in diesen Winkel hineinschiebt, legt sich die obere Membran ebenso intim an das Perikardialgewebe, wie dies das Diaphragma tut, so daß weder die eine noch das andere als ein besonderer Bestandteil abzutrennen ist.

Das Perikardialgewebe schmiegt sich zusammen mit der soeben genannten oberen Membran der Innenseite der dorsalen Längsmuskeln an und verwächst oben mit der Hypodermis oder mit der ihr angelagerten Bindegewebsschicht. Dadurch ist der seitliche Abschluß des Perikardialraumes durchgeführt. Der Raum wird zudem durch die Membranen oder Fasern, die oberseits von

den zwei Flügeln des Perikardialgewebes zu der Herzwandung übersetzen, in Unterabteilungen zerlegt, in zwei seitliche mehr ventrale und eine dorsale (Taf. VI, Fig. 71), die durch ein unvollkommenes dorsales Septum wieder halbiert wird. Durch die Lücken in der oberen Verbindung zwischen Perikardialgewebe und Herzwandung kommunizieren diese Räume miteinander. Weiter vorn vom 8. oder 7. Abdominalsegment an verbleibt als gut abgegrenzter Perikardialsinus[1]) (Taf. II, Fig. 7) nur der Teil über dem Herzen; er nimmt aus dem Körperhohlraum das Blut in sich auf und leitet es in die Ostien. In ihn hinauf kann sich im Abdomen zur Ausnahme ein Malpighisches Gefäß verirren (Taf. VI, Fig. 71); Tracheen sind ihm dagegen unbekannte Gäste.

Die seitlichen Räume werden durch den hereinwuchernden Fettkörper immer mehr verkleinert und können überhaupt nicht mehr als abgeschlossene Teile des Perikardialraumes gelten, da das Septum unter dem Herzen verschwindet oder nur höchst unvollkommen erhalten bleibt. Zudem legt sich das Perikardialgewebe seitlich sehr nahe an die Herzwandung. Hier wie auf der ganzen Herzlänge ist es immer durch hyaline Fasern mit der Herzwandung verbunden. Diese setzen breit an die Adventitia des Herzens an (Taf. VI, Fig. 68 und 71) oder treten vielleicht sogar in die Herzwand ein (Taf. III, Fig. 23 *b* unten links). In ihnen haben wir sicher zum Teil Abkömmlinge der Fächermuskeln zu erblicken (siehe dort!); dies beweisen die Schnitte allerdings nicht unbedingt einwandfrei; denn als freie Fasern sind diese Bindefäden verhältnismäßig nur auf kurze Strecken zu verfolgen (Taf. VI, Fig. 68), nämlich vom Herzen bis zum Perikardialgewebe; dann treten sie zwischen die Lappen dieses Gewebes und verschwinden (obige Figur), indem sie sich an deren Wandung anlegen. Diese Lappen spitzen sich aber sowohl in Quer- als auch in Horizontalschnitten stets gegen den Winkel der Fächermuskeln zu (Taf. VI, Fig. 71), gerade so, als ob sie von deren Fibrillenzügen durchschnitten würden.

Diesen Mitteilungen über die Herzwandung und den Perikardialraum habe ich nur noch beizufügen, daß mir in verschiedenen Präparaten auf der dorsalen Mittellinie des Herzens eine Reihe

1) Von einem Perikardialraum im Sinne Heymons (71) kann bei unseren Machiloideen in diesem Körperbezirke nicht mehr die Rede sein.

von dicht aufeinanderfolgenden Kernen auffiel, die gewissermaßen die Ansatzstelle des dorsalen Bindegewebszuges zum Körperepithel markierte.

Anlagerungen von Blutkörperchen an oder gar Verwachsungen solcher mit der Herzwandung [Franz (41) Gadzikiewicz (44)] begegnete ich in meinen Präparaten nicht; eine einzige Serie täuschte mir eine zeitlang etwas Ähnliches vor, bis ich erkannte, daß es sich bei ihr um eine Auflösung der Herzwandung (wahrscheinlich infolge ungenügender Fixierung) handelte (Taf. III, Fig. 23*a*, *b*).

Zusammenfassung.

Die Wandung des eigentlichen Herzens der Machiloideen wird gebildet durch Intima, Muskularis, Grenzmembran und Adventitia.

Intima und Grenzmembran sind Produkte der Muskularis und besitzen weder eine Struktur noch Kerne.

Die Muskularis besteht aus Ringmuskeln. Jeder Ring setzt sich zusammen aus zwei halbringförmigen, breit abgeplatteten Muskelzellen. In deren Sarkoplasma verlaufen parallel zueinander die Myofibrillenbündel ums Herz. Diese sind deutlich quergestreift und besitzen die sogenannte *Z*-Linie.

Auf ihrer Innenseite, von ihnen unabhängig, liegen sehr große Kerne zu zwei ziemlich regelmäßigen Reihen längs des Herzens angeordnet.

Die Adventitia hat keine wahrnehmbare Struktur, dagegen viele längliche Kerne. Mit ihr verbinden sich die Ausläufer des Perikardialgewebes. Elastische Fasern in der Längsrichtung des Rückengefäßes stammen wohl von den Fächermuskeln her.

Um das Herz befindet sich ein Perikardialraum, abgeschlossen unten durch das Perikardialseptum, so weit es besteht, seitlich durch das Perikardialgewebe und oben durch das Körperepithel.

2. Aortenklappe, Herzkammer- und Ostienklappen.

Über den histologischen Bau dieser Gebilde ist nicht mehr viel beizufügen. Als Teile oder Produkte der Herzwandung können die Klappen von dieser wenigstens im Baumaterial nicht stark verschieden sein. Eine Ausnahme könnte höchstens die Aortenklappe machen; es ist dies aber nicht der Fall, weshalb wir sie zusammen mit den anderen Klappen besprechen.

Der Hauptbestandteil ist wiederum Muskelsubstanz, an der man aber keine deutliche Querstreifung oder gar Fibrillenbildung bemerken kann. Dieser eingebettet (Taf. III, Figg. 15, 18, 20, Taf. IV, Fig. 37, Taf. V, Fig. 62) oder angelagert (Taf. IV, Fig. 36*b*) oder gar am Ende der Klappen (Taf. III, Figg. 13, 16, 19 und 21, Taf. IV, Fig. 38) treffen wir häufig große Kerne, die denen der Muskularis sehr ähnlich sind (vgl. Taf. V, Fig. 60 und 62!). Die Intima setzt sich auf die Klappen fort, was wir an deren Fältelung, namentlich am Ursprung der Kammerklappen leicht erkennen können (Taf. IV, Fig. 36). Die Muskelsubstanz der Klappen scheidet also ebenfalls auf beiden Seiten ein Sarkolemma ab. Ich sah Kammerklappen, wo beiderseitig der Muskelsubstanz, zwischen ihr und der Intima, je ein Kern angelagert war. Solche Bilder leiteten unmittelbar auf die Idee, die Entstehung der Klappen zurückführen zu müssen auf eine Einfaltung der Herzwandung, wobei die beiden Muskelschichten dann zu einer Lage verwachsen wären. Trotzdem ist diese Muskellage noch dünner als die Muskularis der Herzwandung, beschränkt sich sogar gegen das Ende der Klappen hier und da scheinbar nur auf das Sarkolemma.

Zusammenfassung.

Die Aorten-, Kammer- und Ostienklappen bestehen nur aus Muskelsubstanz mit Kernen, aber ohne deutliche Querstreifung oder Fibrillenbildung; diese sondert beiderseitig eine ganz feine Intima oder zutreffender Grenzmembran ab.

3. Schwanzarterie und Kopfaorta.

An der Schwanzarterie müssen wir zwei Teile auseinanderhalten, die in ihrem Aufbau etwas verschieden sind. Das erste Teilstück reicht von der Arterienklappe bis zur Scheidewand am Hinterende des Abdomens; das zweite zieht als des ersteren Fortsetzung durch das Filum terminale. An beiden Stücken wiegt wieder die Muskularis vor, ist zudem im ersten Teil dicker als im Endstück. Die Figg. 31—35 (Taf. IV) und 24 und 29 (Taf. III) demonstrieren unzweideutig deren Charakter im Abdominalteil der Arterie. Dicke Myofibrillenbündel umlaufen spiralig das Arterienrohr; daraus erklärt sich die Kreuzung in Fig. 26, Taf. III; dort sind Fibrillen der beiden Seiten sichtbar. Daß diese Fibrillenbündel einzelnen Muskelzellen zuzuschreiben sind, beweist das sie umgebende Sarkolemma (Taf. III,

Fig. 24); dieses ergänzt sich innen zu einer Intima, die aber in den Schnitten meist zerrissen ist. Wir bekommen von der Innenwandung in Schnitten höchst selten ein klares Bild, da das Rohrlumen hier durch die Muskelkontraktion bei der Abtötung der Tiere sehr verkleinert wurde. Die Kerne stehen in ihrer Größe denen der Herzmuskularis wenig oder nichts nach; von einer Reihenordnung derselben kann infolge der Spiralung keine Rede sein; wir können im gleichen Querschnitt z. B. mehrere treffen.

Die Bilder der Arterienklappe lassen zwei Deutungen zu; Querschnitte weisen mehr auf einen ringförmigen, Längsschnitte eher auf einen Längsverlauf der Myofibrillen; die ersteren leiten uns jedenfalls zu der richtigeren Auslegung; denn kommt der Klappe eine gewisse Selbsttätigkeit zu, so besteht diese wohl in einer ringförmigen Kontraktion. Die großen Kerne am gelappten Ende der Arterienklappe sind fraglos Muskelkerne.

Nach verschieden gelegten Schnitten können die Myofibrillen des Arterienstückes im Filum terminale spiralig oder ringförmig angeordnet sein; Querschnitte führen eher auf eine Deutung im letzteren Sinne; Muskelkerne sind auch hier ziemlich zahlreich, im gleichen Querschnitt hier und da drei und vier. Die Muskelsubstanz scheint nach hinten abzunehmen. Die Abgrenzung nach innen, gegen das Lumen der Arterie, läßt eine feine Intima vermuten (Taf. VI, Fig. 67 *a* und *b*).

An der ganzen Schwanzarterie ist die Querstreifung der Muskulatur nie so prägnant wie an der Herzwandung. Eine Adventitia, die stellenweise von Kernen wie besät ist, umhüllt überall das Arterienrohr (Taf. III, Figg. 26 und 29).

Das Anfangsstück der Schwanzarterie, das noch das 10. Abdominalsegment durchzieht, muß für die Blutbewegung nach hinten besonders wichtig sein. Der Blutkanal ist hier recht eng geworden; drei bis vier Blutkörperchen könnten scheinbar zu dessen Verstopfung genügen. Es sind hier demnach stärkere Widerstände zu überwinden; dies gelingt den Blutkörperchen besser in einer „gezogenen Bahn"; diese kommt durch die spiralige Anordnung der Myofibrillenbündel zustande. Oder besser ausgedrückt: Die Arterienmuskulatur dieses Teiles schraubt die Blutkörperchen gleichsam in das Filum terminale hinein; sie wird in ihrer Tätigkeit unterstützt durch die Kontraktion der eigentlichen Schwanzarterie; wie diese dort erfolgt, kann vom Verfasser nicht beurteilt werden.

Die Figg. 50*a* u. *b*, Taf. IV unterrichten uns über außergewöhnliche Zustände in der Schwanzarterie; es kann diese nämlich zur Ausnahme auf eine lange Strecke vollständig oder auf längere und kürzere Spannen nur lückenhaft der Länge nach durch eine mehr lotrechte Scheidewand in einen Doppelkanal verwandelt werden.

Die Kopfaorta (Taf. II, Fig. 5 u. 6) ist noch weit zarter als das eigentliche Herz. Die Muskularis des letzteren setzt sich als sehr dünne Schicht auf sie fort; es kann aber daran weder ein Zellenbestand, noch eine Bildung von Myofibrillenbündeln konstatiert werden. Selbstverständlich kann bei solcher Zartheit der Gewebe keine Querstreifung wahrgenommen werden, überhaupt kaum bestehen. Feine Fibrillen sieht man immer in Querschnitten. Wenn uns ihre undeutlichen Spuren in Längsschnitten richtig leiten, so verlaufen sie schräg um das Aortenlumen. Ob die scharfe Kontur an der Innenseite der Wandung einer Intima zuzuschreiben ist, bleibt unentschieden. An der Aortenwandung sind auffallend viele Kerne, sehr häufig zwei und drei beisammen (Taf. IV, Figg. 44, 45 u. 47). Ich glaube sie unmöglich nur der Muskularis zurechnen zu dürfen, sondern halte es für nicht ausgeschlossen, daß eine zarte Bindegewebslage die Aorta außen umgebe; die länglichen Kerne entsprechen ganz denen der Adventitia am Herzen. Keinerlei Art Schnitte (Taf. IV, Figg. 41, 42, 45/46) läßt hier sichere Schlüsse zu, da die Aortenwandung immer gewellt ist und daher vom Messer im gleichen Schnitt ganz verschieden getroffen wird[1]). Eine Fältelung liegt wohl auch der scheinbaren Längsstreifung zugrunde, die man auf Längsschnitten etwa beobachtet. Oder stammt sie von einer Adventitia her? Ich konnte mir hierin nicht volle Klarheit verschaffen.

An der Aorta können ähnliche Spaltungserscheinungen eintreten wie an der Schwanzarterie (Taf. IV, Fig. 39); ja sie sind hier sogar zahlreicher und viel schärfer durchgeführt als dort. Sind dies Reminiszenzen, die an eine Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Anlagen hindeuten oder sind es sekundäre Bildungen? Im eigentlichen Herzen gewahrte ich nie derartiges.

Ein Aortenventil am vorderen Ende unter dem Gehirnganglion könnte Fig. 40, Taf. IV vortäuschen. Es handelt sich jedoch

1) Die Kopfaorta muß jedenfalls viel zarter sein als die „Aorta cephalica“ von Thrixion halidayanum [s. Pantel (98)].

um ein einmalig beobachtetes Gebilde krankhafter Art, nehme ich an. Ich erkläre mir seine Entstehung folgendermaßen: Es haben sich an dieser Stelle Blutkörperchen festgeklebt; die ersten bildeten einen günstigen Ansatz für andere: das Ganze wurde vom Rückstoß des Blutes wie eine Walze am Aortenende quer hinüber aufgerollt; es entstand somit ein Blutsynzytium, das sicher mit der Zeit für das Tier unangenehme Folgen gehabt hätte.

Zusammenfassung.

Kopfaorta und Schwanzarterie sind muskulös. Wir erkennen jedoch nur an der Muskularis der Schwanzarterie Myofibrillenbündel. (Der Verfasser glaubt auch an diesen eine Querstreifung bemerkt zu haben.) Eine Adventitia existiert sicher an der Arterie, läßt sich aber an der Aorta nicht deutlich nachweisen.

In beiden Blutkanälen kann eine longitudinale Scheidewand vorkommen.

IV. Fächermuskeln.

1. Die Fächermuskulatur der Machiloideen.

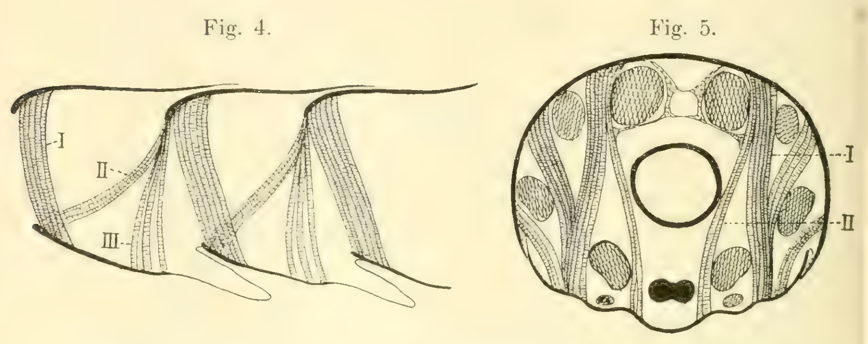
Vosseler (134) ersetzt den alten irreleitenden Ausdruck Flügelmuskeln durch den Namen Fächermuskeln und zwar mit Recht. Die alte Bezeichnung kann gerade bei den Thysanuren zu großen Mißverständnissen führen. Mehr als einmal erfuhr ich das mit Freunden, die im ersten Augenblick ganz begeistert waren, wenn ich von Flügelmuskeln der Thysanuren sprach: „Flügelmuskeln bei Apterygoten!“ Die Enttäuschung war jedesmal groß, sobald ich erklären mußte, es wären dies nicht Muskeln von Flügeln, sondern Flügelmuskeln des Herzens. Dies bewog mich, in dieser Arbeit nur den Namen Fächermuskeln zu gebrauchen. Wenn die Auffindung dieser Gebilde bei den Machiloideen nicht so wichtig ist, wie die Entdeckung wahrer Flügelmuskeln es wäre, darf sie immerhin als wertvoll betrachtet werden, weiß doch der große Thysanurenkenner Grassi so gut wie nichts über Fächermuskeln der Thysanuren zu berichten (siehe p. 33. unserer Arbeit). Auch Oudemans Angaben sind sehr lückenhaft und seine Zeichnung (Pl. III, Fig. 39) ist ganz unrichtig und nur ein Schema, wie er sich die Lage der Flügelmuskeln vorgestellt hat.

Sommer (118) hingegen beschreibt ausführlich die Fächermuskeln von Macrotoma plumbea; wir kommen später darauf zu sprechen.

Einleitend zu unseren Ausführungen müssen wir nochmals die Körpermuskulatur streifen.

Grassi (55) gibt auf Taf. I, Fig. 13 ein Schema für die Abdominalmuskulatur von Machilis. Darnach müßte es ungemein leicht sein, diese zu verstehen. Das Mikroskop belehrt uns eines anderen; diese Verhältnisse gestalten sich im Gegenteil sehr schwierig. Ich bin meiner Sache trotz sorgfältiger und langer Untersuchungen nicht vollkommen sicher in bezug auf den Ansatz der Muskeln I und III in meinem Schema.

Für die Fächermuskeln interessieren vor allen anderen Nr. II und III, mehr oder weniger schräg dorsoventral verlaufende Muskeln. Trotzdem sei hier erwähnt: Unmittelbar hinter dem verdickten Vorderende eines jeden Tergites setzt ein starker



Textfig. 4. Schema der inneren Dorsoventralmuskulatur im Abdomen.
Textfig. 5. Schematischer Querschnitt, die Dorsoventralmuskulatur in einer Ebene gedacht.

Muskel I mit breiter Basis an, zieht ventral und inseriert wahrscheinlich in der durch die Figg. 4 und 5 angegebenen Art, also am Vorderrand der Bauchplatten. Am Tergitrand selbst heften sich gemeinsam an II und III, bleiben eine Strecke vereint und trennen sich dann, um an ganz differenten Stellen zu inserieren, II vollkommen sicher so, wie die Zeichnungen zeigen; es ist der von Grassi ebenfalls dargestellte Dorsoventralmuskel. I, II und III fallen nicht in die gleiche Ebene, wie Fig. 5 es vortäuschen könnte; jenes Schema soll die Verteilung der Muskeln auf einem ideellen Querschnitt dartun. Die anderen dort sichtbaren Muskeln erschweren zum Teil das Verständnis ganz erheblich; sie fallen für uns hier außer Betracht.

Von dem gemeinsamen Stück der Muskeln II und III aus zweigen jederseits die Fächermuskeln ab (Taf. II, Fig. 7); es

ist dies auch aus dem Schema ersichtlich (Textfig. 5). Bessere Auskunft erteilt Fig. 71, Taf. VI. Darnach müssen wir die Fächermuskeln als Teile dieser schrägen dorsoventralen Muskeln betrachten; darüber läßt z. B. Fig. 72 auf Taf. VI absolut keinen Zweifel bestehen. Verfolgen wir solche Horizontalschnitte ventralwärts, so erblicken wir noch lange Zeit am Innenrande des Muskelquerschnittes, diesem eng angeschmiegt, dünne aber breit ausgedehnte Portiönchen, die sich mit den beiden Muskeln ebenfalls trennen; der größere Teil bleibt aber an III haften und geht später, d. h. weiter unten, vollkommen in denselben über; gleicherweise verschwindet die kleinere Portion. Der Schnitt in Fig. 74, Taf. VI liegt bedeutend höher als der in Fig. 72 (Taf. VI); darin findet man nichts mehr vom Fächermuskel, dagegen den Querschnitt von II und III wieder (*dvm*) und zwischendurch, als Trennungswand der beiden Muskeln, ein strukturloses jedenfalls chitiniges Septum, das schräg oder querhinüber zum Tergitrand sich fortsetzt (Fig. 70, Taf. VI); es trennt auch die Myokommata der dorsalen Längsmuskeln, weshalb diese scharfe Segmentgrenzen angeben. Müssen wir es als Rest eines transversalen Septums im Sinne LANG (86) auffassen? Zu den Fächermuskeln hat es keine Beziehung.

Ein derartiger Ursprung der Fächermuskulatur ist meines Wissens bis dahin in der Literatur nicht bekannt. Zwar hat ähnliches SOMMER (118) beobachtet, aber wie ich glaube nicht vollends richtig erkannt, was leicht erklärlich ist, weil er nach Zupfpräparaten urteilt; er schreibt darüber p. 702:

„Die Insertionsstelle der Flügelmuskeln am Integument liegt genau zwischen der Befestigungsstelle der dorsalen Längsmyokommata. Hier setzt sich jeder Flügelmuskel an der stark wulstförmig verdickten Rückenschiene in Gestalt einer schmalen Sehne an. Von der Insertionsstelle an breitet der Muskel sich fächerförmig gegen die Herzwand zu aus.“

Ich kenne diese Verhältnisse von Macrotoma plumbea nicht aus eigener Anschauung; aber SOMMERS Beschreibung erinnert ganz an die Zustände bei den Machiloideen. Was SOMMER als Sehne angeschaut hat, ist jedenfalls nichts anderes als das von mir oben angeführte Septum; dieses könnte bei oberflächlicher Betrachtung in Horizontalschnitten gut als Muskelanfang angesehen werden; doch der Querschnitt Fig. 71 auf Taf. VI bewahrt uns vor einem solchen Irrtum. SOMMERS Fächermuskel wäre überhaupt

ein eigenartiges Gebilde: Anfang sehnig, Ende ebenso; denn die Fibrillen sind doch sehniger Beschaffenheit!

Wir gehen wohl nicht fehl, indem wir annehmen, die Fächermuskeln der Kollembolen beginnen gleicher Art wie die der Machiloideen. Was SOMMER weiter berichtet, paßt wieder ausgezeichnet für unsere Tiere. Ein breites Grundstück fächert sich bald in mehrere Myofibrillenbündel; ihre Zahl ist keine konstante, beträgt aber kaum mehr als fünf bis sechs. Die unzweifelhaft quergestreifte Substanz wird umhüllt von einem Sarkolemma (Taf. VI, Fig. 72), das in der Gabelung, wo hier und da Kerne den Fibrillen angelagert sind, einem Häutchen gleich von einem Bündel zum anderen übersetzt. Diese Fibrillenbündel strahlen, beim Fettkörper angelangt, in feinere Fasern und nachher in Fibrillen aus, die anfänglich immer noch Anzeichen der Querstreifung tragen (Taf. VI, Fig. 73). Mehrere davon ziehen zum Herzen (Taf. VI, Fig. 71) und stellen so an den Grenzen der Segmente, wo ein Perikardialseptum nicht mehr zu finden ist, ein solches vor; es sind dies sicher die Fibrillen erster Kategorie, die nach SOMMER bei Macrotoma plumbea

„allein an der ventralen Fläche des Herzens vorhanden, mit querer Richtung zur Längsachse des Herzens ohne eine innige Verbindung mit der Herzwandung einzugehen eine brückenförmige Verbindung zweier Flügelmuskeln herstellen und so eine dicht unter dem Herzen her verlaufende zusammenhängende Lage bilden“. Nach Fig. 71 auf Taf. VI dürfte auch die zweite Art vorhanden sein, „vom Muskel kommende quere Fibrillen“, die „sich an die Wand des Herzens ringsum an der betreffenden Herzhälfte“ festsetzen. Andeutungen für ein solches Verhalten glaubte ich immer wieder zu sehen (siehe p. 62 dieser Arbeit!). Wörtlich nehme ich ferner hier auf, was SOMMER weiter sagt; ich könnte es nicht besser ausdrücken:

„Eine dritte Kategorie wird von solchen Fasern gebildet, die an die Herzwand rechtwinklig zur Längsachse des Herzens herantreten, dann unter annähernd rechtem Winkel umbiegend die Richtung nach vorn oder nach hinten einschlagen und so, indem sie an der ganzen Länge des Herzens entlang und untereinander parallel laufen, die oben (bei mir auf p. 60) erwähnte Längsfaserschicht bilden.“

Eine solche Fibrille oder Faser zeigt Fig. 76, Taf. VI teilweise (die Querstreifung kommt nicht ihr, sondern der Herzwand zu!); erstere legt sich der Herzwand an, biegt auf ihr in die Längsrichtung um. Braucht es überdies einen besseren Beweis für das Fest-

heften der Fächermuskeln am Herzen, als wie die Figg. 75 u. 76 Taf. VI, ihn leisten? In Fig. 75 können wir die Zugwirkung jeder Fibrille beinahe mitfühlen; es würden gewiß auch hier, wie bei Macrotoma plumbea „Fetzen der Herzwand" mit abreißen, wollte man die Fibrillen entfernen. Wir dürfen daher mit SOMMER die gleichen Konsequenzen ziehen:

„Die Funktion der Flügelmuskeln ist also hier vorzüglich die, einen Befestigungsapparat für das Rückengefäß herzustellen. Dabei haben die Fibrillen der verschiedenen Kategorien ungleiche Bedeutung; die in querer Richtung von den Flügelmuskeln an die Herzwand hinantretenden und daran sich inserierenden Fibrillen bewirken durch gleichzeitige Kontraktion eine Formveränderung des Herzschlauches."

Wir haben uns bei den Machiloideen wahrscheinlich folgendes Spiel zu denken: Kontrahieren sich die dorso-ventralen Muskeln II und III (es kommt hauptsächlich III in Frage), so wird der Körperhohlraum verkleinert, das Blut dorsalwärts gepreßt; gleichzeitig mit obiger und mit gleichem Kraftaufwand erfolgt eine Kontraktion der Fächermuskeln und dadurch eine Erweiterung des Herzschlauches; das Blut wird durch die Ostien eingesaugt und im Rückengefäß in bestimmter Richtung durch den Körper befördert.

Fächermuskeln sind im Machiloideenkörper 11; der erste liegt auf der Grenze zwischen 9. und 10. Abdominalsegment, der letzte auf der zwischen Meso- und Metathorax. Wenn im Thorax die Verhältnisse sich etwas verändern, sind sie dem Prinzip nach doch die gleichen. Fächermuskeln und Ostien stimmen demnach wohl in der Zahl, nicht aber in der Lage überein: erstere sind inter-, letztere intrasegmental. Darin unterscheiden sich die Machiloideen von Macrotoma plumbea, wo Ostien und Fächermuskeln auf der Segmentgrenze liegen (siehe p. 30 unserer Arbeit!).

Es muß noch auf eine Unregelmäßigkeit an der vorderen Grenze des 10. Abdominalsegmentes hingewiesen werden. Der dortige Dorsoventralmuskel III hat scheinbar als solcher keinen Wert mehr; er verliert bei einigen Tieren die ventrale Insertion und wird direkt Fächermuskel; bei einem anderen Teil legt er sich sogar wie ein Dilatator an den Darm, schickt jedoch nach altem Brauch nach innen oben einen Fächermuskel aus. Somit zu den früher genannten hinzu eine neue Unkonstanz der Verhältnisse!

Zusammenfassung.

Die Machiloideen besitzen 11 Fächermuskeln, die aber nicht am Körperintegument ansetzen, sondern Teile von Dorsoventralmuskeln sind. Ihre Fibrillen setzen teilweise aufs Herz über und bewirken dessen Erweiterung. Die Muskulatur ist quergestreift.

2. Die Fächermuskulatur der Machiloideen im Vergleich zu denen anderer Tracheaten.

Wie reihen sich nun unsere Befunde dem über die Fächermuskulatur der Insekten und Tracheaten überhaupt Bekannten an?

Durchgehen wir die Literatur in diesem Sinne, so stoßen wir, wenn wir die Resultate einander gegenüberstellen wollen, auf arge Widersprüche, d. h. sobald wir nur eine Beobachtungs- und Erklärungsweise der Insertion und Tätigkeit der Fächermuskulatur als die richtige annehmen; dies wäre aber meines Erachtens ein verfehltes Beginnen; ich glaube ferner aus all den Angaben und Beschreibungen folgende Typen von Fächermuskulatur herausschälen zu können, die tatsächlich bestehen und sogar vielleicht innert nah verwandter Tracheatengruppen zu treffen sind (ihre genetische Entstehung unberücksichtigt gelassen).

Typus 1. Die Fächer-(Flügel-)muskeln inserieren seitlich hinter dem vorderen Segmentrand am Körperepithel unmittelbar über der Stelle, wo sich die Längsmyocommata ansetzen. Sie bilden in ihrer Gesamtheit, indem ihre Fasern durch Bindegewebe verbunden sind, eine Haut, eine Membran, die etwas nach oben gewölbt über dem Darm und unter dem Herzen durchzieht. Von der Oberfläche dieses Septums gehen feine Fäserchen zu den Perikardialzellen und von diesen auf das Rückengefäß. Das Septum hat keine nähere Verbindung mit dem Herzen. Es kann also an dessen Diastole keinen Anteil haben. Seine Aufgabe besteht darin, den über ihm gelegenen sogenannten Perikardialsinus zu erweitern, was es durch eigene Kontraktion und Abflachung erreicht. Durch Lücken des Septums steigt dann das Blut aus dem verengten unteren in den erweiterten oberen Körperhohlraum hinauf. Grenzen des Perikardialsinus sind somit unten das Septum, seitlich die Längsmuskeln, oben das Körperepithel. [Graber (50), hauptsächlich Coleopteren.]

Typus 2. Eine Perikardialhöhle, durch eine dünne Membran von der Leibeshöhle abgegrenzt, umgibt während seines

ganzen Verlaufes das Herz. Dünne Muskelbündel mit Ursprung an den Seitenwandungen des Körpers setzen in jedem Segment an die Wandung dieser Höhlung, durch Kontraktion die eckige Gestalt des Perikardiums hervorrufend. Öffnungen in den seitlichen Ecken dienen als Verbindung zwischen Perikardialraum und Leibeshöhle (vielleicht segmental). Dünne Bindegewebsfasern der Rückenwandung des Herzens entspringend heften dieses an die dorsale Körperwandung und ebensolche Fäden von den Seiten des Herzens zu den Ansatzstellen obiger Muskeln verspannen es im Perikardialraum. Fettgewebe (Perikardialgewebe?) erfüllt die Lücken zwischen den Fasern (keine quergestreifte Muskeln direkt zur Seitenwandung des Herzens!). Die Muskelbündel konvergieren gegen die Körperwandung (also Fächermuskeln). Nach HERBST (66) bei Scutigera. [Wohl ein sekundäres Verhalten, dadurch entstanden, daß die beiden Membranen des Septums ihre intime Verbindung mit dem Herzen, wie sie bei Scolopendra existiert, aufgeben (s. HERBST (66) und namentlich die überaus klare Arbeit von HEYMONS (71))].

Typus 3. Insertion der Fächermuskeln wie oben; die Muskeln selbst zerfasern sich auf der Innenseite der Längsmuskeln angelangt; ein Teil der Fasern sucht unter dem Herzen hindurch Verbindung mit entsprechenden der anderen Seite; die anderen aber treten auseinanderweichend an die Herzwandung heran und gelangen in innige Beziehung zu ihr. Sie wirken als Antagonisten der Herzmuskulatur. Das Septum spielt nur eine untergeordnete Rolle [VOSSELER (134) Insekten].

Typus 4. Die Fächermuskeln streben als vereinzelte Bänder, nicht in Form eines Septums, dem Herzen zu und vereinigen sich deltaartig divergierend direkt mit der seitlichen und unteren Herzwandung und verrichten die gleiche Arbeit wie bei Typus 3. Es existiert nur ein höchst unvollständiges Septum. So nach PANTEL[1]) (98) und LOWNE[2]). Über die Insertion der

1) Sofern ich es richtig verstehe, scheint PANTEL die Darstellung WEISMANNS [1864] nicht gut interpretiert zu haben, wie ich aus seinen sich nicht deckenden Angaben p. 143, Punkt 4 u. p. 162, I glaube herauslesen zu können. WEISMANN schreibt p. 209 seiner Arbeit „Die nachembryonale Entwicklung der Musciden usw.“ (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1864, Bd. XIV: „Von jeder Seite treten drei Flügelmuskeln heran, die sich durch Vermittlung besonderer, kolossaler Zellen an das Gefäß befestigen. Solche Zellen finden sich bei vielen Insekten, meist aber in geringerer Anzahl. Hier liegen deren auf

Fächermuskeln sind die Ansichten getrennt: WEISMANN und LOWNE[2]) lassen sie an seitlichen Tracheenstämmen entspringen. PANTEL kann von dem einen Fächermuskel ganz sicher das Integument des Körpers als Ursprungsort bezeichnen.

Typus 5. Als solchen möchte ich die Fächermuskulatur der von uns untersuchten Machiloideen angliedern, und wahrscheinlich kann, nach SOMMER zu schließen, auch die der Kollembolen hierhergestellt werden. Es ist aber kein reiner Typus, sondern ein Mischling von früher genannten. Im Hinterteil des Abdomens, wo das Perikardialseptum anhebt, haben wir Anklänge an den 2. Typus (siehe p. 53ff.); doch nur am Vorderende der Schwanzarterie; schon mit dem Auftreten des hintersten Flügelmuskelpaares bahnen sich Verhältnisse ähnlich Typus 3 an, die sich aber mit dem Schwinden des Septums mehr dem Typus 4 nähern; doch bleibt stets ein oberer Perikardialraum erhalten, während bei Typus 4 von einem solchen eigentlich nicht gesprochen werden kann.

Vollständig neu, d. h. bis jetzt meines Wissens in der Literatur noch nicht bekannt, ist die Insertion der Fächermuskeln unserer Tiere an Dorsoventralmuskeln.

Alles in allem nimmt also die Gruppe der Machiloideen auch in bezug auf die Fächermuskulatur und das Perikardialseptum eine eigene Stellung ein.

---

jeder Seite 13 von rundlicher oder ovaler Gestalt, an denen sich eine Membran, ein dunkler feinkörniger Inhalt und ein großer, bläschenförmiger Kern unterscheiden lassen. In der ausgewachsenen Larve beträgt der Durchmesser der Zellen 0,086—0,11 mm. Je ein Flügelmuskel tritt an eine ganze Reihe der Zellen, indem er sich auf seinem Wege zum Rückengefäß in mehrere Bündel teilt, von denen jeder zu einer Zelle verläuft und von denen je die äußersten miteinander verschmelzen, so daß also die Flügelmuskeln einer Seite untereinander zusammenhängen. An der Zelle angekommen, spaltet sich das Sarkolemma in zwei Platten und bekleidet die obere und untere Fläche der Zelle als zarte, feingespaltete, spinngewebeartige Haut. Von hier geht sie auf das Rückengefäß selbst über und bildet auf ihm einen netzartigen Überzug, von dem sich schwer mit Sicherheit sagen läßt, ob er noch eine geschlossene Haut oder bloß ein Gewebe feiner Fasern ist, mit Maschenräumen dazwischen. Ich möchte mich allerdings für das erstere entscheiden und damit zugleich den Schriftstellern beistimmen, welche, wie LEYDIG und MILNE EDWARDS, von einem das Rückengefäß umgebenden Perikardialsinus reden."

2) LOWNE, B., Anatomy and physiology of the Blow-Fey (Calliphora erythrocephala), 2. édit., London 1892—95.

V. Ein Herznerv.

Bei meinen Untersuchungen richtete ich das Hauptaugenmerk nicht auf die Innervierung des Herzens; zu letzterem Zwecke hätte ich nach ähnlichen Methoden verfahren müssen wie ZAWARZIN (138). Ich bin daher nicht absolut sicher, ob das, was ich beobachtet habe, wirklich ein Nerv sei. Ist es tatsächlich ein solcher, so bieten die Machiloideen etwas bis jetzt Unbekanntes. Denn nach den Befunden der Autoren (s. ZAWARZIN!) versorgt das Mundmagenganglion das Herz der Insekten mit Nerven[1].

Fig 49, Taf. IV veranschaulicht ein Bild, das, allerdings selten so schön, sich mehrere Male unter dem Mikroskop bot. Vom Gehirnganglion, nicht von der Schlundkommissur aus, strahlt auf die Aortenwandung ein Bündel mit sehr starken Fibrillen; am Grunde desselben liegt ein typischer Nervenzellkern; die Fibrillen lassen sich ins Ganglion hinein noch auf kürzere Strecken verfolgen. Eine Flächenansicht der Aortenwandung dieser Gegend hat den Charakter von Fig. 46, Taf. IV, d. h. bei sehr starker Vergrößerung.

An Querschnitten nahm von vorneherein eine eigenartige Verdickung (Taf. IV, Fig. 41 *vd*) meine Aufmerksamkeit in Anspruch; sie war besonders bei jungen Tieren hier und da viereckig abgegrenzt; durchgeht man eine Querschnittserie von vorn nach hinten, so rückt diese Verdickung links und rechts von der oberen Wandung langsam an der Seite hinunter, wird jedoch zugleich undeutlich und entschwindet später der Beobachtung. Ist es gewagt, diese Beobachtungen zusammenzufassen in den Satz: Vom oberen Schlundganglion führt jederseits, d. h. links und rechts, ein Nervenstrang zur Kopfaorta und zieht dieser entlang dem Herzen zu?

VI. Die Scheidewand im Abdomenende.

Der Hohlraum der Machiloideenkörper wird nach hinten durch eine merkwürdige Scheidewand abgeschlossen. Diese läuft vom unteren Rand der Seitenzerzen, deren Einmündung in den

1) Einen starken unpaaren Herznerven, der in der dorsalen Mittellinie auf dem Rückengefäß verläuft, zeichnet HERBST (66) bei den von ihm untersuchten Chilopoden. HEYMONS (71) teilt sogar einiges über dessen Entstehen mit, konnte aber dessen Zusammenhang mit dem Hirn nicht ermitteln.

Körper überquerend, einerseits zur Seitenwand des Körpers, andererseits zum Enddarm, wo sie meist am Grunde des Kegels auf der Afterklappe ansetzt, und streicht von da schräg aufwärts vorwärts gegen das Rückenepithel des Filum terminale (Taf. II, Fig. 8), das es bald mehr, bald weniger weit vorn, immer aber sehr nahe am Vorderrand erreicht. Wir konnten in der Gegend seines Ansatzes am Körperepithel gewöhnlich einen Unterschied im Epithel erkennen. Vom vorderen Ende des Filum terminale bis zu einer kleinen Einbuchtung (Taf. II, Fig. 8*ei*) im Filum selbst, dessen unterem Ansatz genau gegenüber, waren die Epithelzellen in der Regel weit ausgezogen und enthielten nur wenige Kerne; hinter der Einbuchtung waren die Zellen weniger hoch und voll von Kernen. Das eigentliche Filum terminale beginnt erst mit dieser Einbuchtung; das davor im Abdomen befindliche Stück muß der kümmerliche Tergitrest eines 11. Abdominalsegmentes sein. In einzelnen Tieren kommt der Scheidewand vom unteren Rand des Filum terminale, somit vom Oberrand der Afterklappe her eine Art unvollständiger Membran entgegen, zarter als die Scheidewand selbst (Taf. II, Fig. 8 und Taf. III, Fig. 26*sch'*). Die Hauptwand wächst direkt aus dem Integument der Afterklappe heraus, wie aus Fig. 26, Taf. III ersichtlich und überspannt etwa den Konus (s. Fig. 28). Ebenso intim legt sie sich an das Integument des Filum terminale (Taf. III, Fig. 27). Ein Schnitt trifft die Wand höchst selten in der Fläche, weil sie gegen die Arterie hin dreikantartig ausbuchtet, gleichsam einem Zug von dieser nachgebend (Taf. III, Fig. 29). Bei Betrachtung der Figg. 26 und 29 (Taf. III) kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, die Schwanzarterie sei in ihrem hinter der Scheidewand liegenden Teile durch ein sekundär herangetretenes Rohr ergänzt worden. Zeichnungen mit so scharfem Absatz der Arterie an der Scheidewand nach Art von Fig. 29 wären an Hand der Präparate leicht zu vermehren. Ungeachtet dieses Absatzes bleibt das Gefäßlumen stets kontinuierlich.

Die Scheidewand ist weder ausgedrückt fibrillär noch muskulös. Kleine Lücken (Taf. III, Fig. 27) durchbrechen die in Querschnitten scheinbar komplette Haut. Ihre Kerne (Taf. VI, Fig. 66) gleichen weit mehr Bindegewebs- als Muskelkernen. Um nicht in vage Spekulationen mich einzulassen, enthalte ich mich jeder theoretischen Erklärung dieser Scheidewand; es genügt, sie vermerkt zu haben. Im Blutkreislauf spielt sie ohne Zweifel eine gewaltige Rolle. Hinter ihr flottieren ausnahmslos, so viele Tiere man untersucht,

Unmassen von Blutkörperchen im Hohlraum der drei Schwanzfäden. Dort findet sicher ein reicher Gasaustausch statt; darauf verweisen die vielen Tracheenzweige; eine Hautatmung wäre zudem hier nicht undenkbar.

Wie gelangen die Blutkörperchen nach vorn? Scheinbar nur durch die Scheidewand; deren Lücken passieren sie jedenfalls. Ob ihnen das irgend ein Druck oder ihre eigene amöboide Bewegung ermöglicht, wissen wir nicht.

Wiederum eine Ausnahme! In Taf. VI, Figg. 64 und 65 haben wir Sagittalschnitte aus dem gleichen Tier (Machilis) und zwar durch den oberen Teil des Abdomens, in Fig. 64 durch die Arterie, in Fig. 65 durch die Scheidewand: also Scheidewand und Arterie gleich gerichtet. Der Ansatz der Scheidewand ist am Darm hinaufgerutscht oder vielmehr ihr unterer Teil ist mit dem Enddarm, der obere an der Berührungslinie mit der Arterie verwachsen; die punktierte Linie verläuft in der sonst gewohnten Richtung der Scheidewand.

VII. Hauptzusammenfassung.

1. Das Rückengefäß der Machiloideen hat drei Bestandteile: Kopfaorta, Herz und Schwanzarterie.
2. Das Herz erstreckt sich in dorsaler Mittellinie vom vorderen Drittel des Mesothorax bis ins zehnte Abdominalsegment hinein.
3. Es besitzt elf paarige dorsale und in dem achten und neunten Abdominalsegment je ein Paar ventrale Ostien, alle mit Klappen.
4. Drei zweiteilige Kammerklappen im vierten, fünften und sechsten Abdominalsegment verhindern einen Blutstrom nach hinten.
5. Ostien und Kammerklappen liegen in den Segmenten drin.
6. Eine zweiteilige Klappe grenzt das Herz gegen die Aorta, eine nach hinten gerichtete konische Klappe gegen die Arterie ab.
7. Die Kopfaorta endet offen zwischen oberem Schlundganglion, Schlundkommissuren und Ösophagus.
8. Die Schwanzarterie reicht weit ins Filum terminale hinein und muß dort offen endigen.
9. In der Schwanzarterie fließt das Blut nach hinten.
10. Das Herz wird durch ein unvollständiges dorsales Septum, durch Perikardialgewebe und 11 Fächermuskeln in seiner Lage erhalten.

11. Die Kopfaorta ist durch Bindegewebe mit den umliegenden Organen und Geweben verbunden.
12. Die Schwanzarterie hat durch Bindegewebe lockere Beziehungen zum Enddarm, heftet sich aber zur Hauptsache oben an die Basalmembran des Filum terminale.
13. Das Perikardialsystem existiert nur in den hintersten Abdominalsegmenten.
14. Die Fächermuskeln inserieren nicht am Integument; sie sind Teile von Dorsoventralmuskeln.
15. Eine Scheidewand im Hinterende des Abdomens ergänzt vielleicht das Perikardialseptum teilweise in seiner Funktion.
16. Im histologischen Bau reiht sich das Rückengefäß der Machiloideen dem der anderen Insekten an.
17. Die Muskularis wird gebildet durch Muskelringe aus je zwei Muskelzellen mit großen, auf der Innenseite befindlichen Kernen und typisch quergestreiften Myofibrillenbündeln.
18. Die Muskularis sondert eine Intima und eine Grenzmembran ab.
19. Eine vielkernige Adventitia umgibt lückenhaft das Herzrohr.
20. „Elastische Fasern" verlaufen parallel in der Länge des Gefäßes; sie stammen von den Fächermuskeln her.
21. Die Aorta ist muskulös.
22. Die Schwanzarterie besitzt eine sehr dicke Muskularis, in der die quergestreiften Myofibrillen wenigstens im Abdominalstück spiralig verlaufen.
23. Eine Adventitia mit ovalen Kernen umhüllt die Arterie.
24. Ostien-, Kammer-, Aorten- und Arterienklappen bauen sich auf aus Muskelsubstanz.
25. Die Machiloideen haben einen doppelten Blutstrom; er richtet sich im Herzen nach vorn, in der Schwanzarterie nach hinten.

Schlußwort.

Wenn der Verfasser seine Arbeit nun abschließt, bildet er sich nicht etwa ein, damit sein Thema erschöpft zu haben. Er vermochte manches Rätsel nicht zu lösen. Es konnten vor allem für den II. Teil die Altersstufen nicht auseinandergehalten werden, da sie ihm erst durch VERHOEFF (130) und durch eigene Beobachtungen näher bekannt wurden. Neue Untersuchungen

des Rückengefäßes der Machiloideen müßten mehr die einzelnen Entwicklungsstadien einer Gattung berücksichtigen. Einige Lücken in der Kenntnis der Thysanuren dürfte die Arbeit immerhin doch ausfüllen. Vor allem aber möchte sie in erhöhtem Maße die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese lehrreiche Gruppe der Apterygoten hinlenken.

Nachtrag.

Als vorliegende Arbeit bereits dem Drucke übergeben war, erhielt ich erst Kenntnis von folgenden Arbeiten, die der Ausführlichkeit meiner Arbeit und ihrer Wichtigkeit halber hier genannt werden sollen:

Verhoeff: Über Felsenspringer, Machiloidea. 5. Aufsatz: Die schuppenlosen Entwicklungsstufen und die Orthomorphose 1911. Zool. Anz. Bd. XXXVIII.

Hoffmann, R. W. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Kollembolen. (Die Entwicklung der Mundwerkzeuge von Tomocerus plumbeus L.) 1911. Zool. Anz. Bd. XXXVII.

Ders., Über Bau und Funktion der Dorsalkeule von Corynopharia jacobsoni Absol. 1911. Zool. Anz. Bd. XXXVIII.

Literaturverzeichnis.

Über ältere Literatur machen ausführliche Angaben v. DALLA TORRE (30)[1]), OUDEMANS (89) und PROWAZEK (99).

Als Führer für entwicklungsgeschichtl. Arbeiten ist das Literaturverzeichnis von CARRIÈRE, J. und BÜRGER, O. (24) zu empfehlen.

1) BECKER, E., Einige Bemerkungen zur Anatomie von Machilis maritima Latr. 1898. Zool. Anz., Bd. XXI.
2) BENGTSON, S., Zur Morphologie des Insektenkopfes 1906. Zool. Anz., Bd. XXIX.
3) BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. II. Über den Bau des Gefäßes bei den Anneliden 1900. Anat. Hefte, Bd. XV.
4) Ders., III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden 1902. ibid., Bd. XIX.
5) BERLESE, A., Gli Insetti. Loro organisazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. Milano 1909. Bd. I.
6) BÖRNER, C., Zur Kenntnis der Apterygotenfauna von Bremen und der Nachbardistrikte. Beitrag zu einer Apterygotenfauna Mitteleuropas. Abh. nat. Ver. Bremen 1901. Bd. XVII.
7) Ders., Die Mundbildung bei den Milben 1902. Zool. Anz., Bd. XXVI.
8) Ders., Die Gliederung der Laufbeine der Atelocerata. Sitzgsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1902.
9) Ders., a) Mundgliedmaßen der Opisthogoneata. b) Die Beingliederung der Arthropoden, 3. Mitteilung, die Cheliceraten, Pantopoden und Crustaceen betreffend 1903. ibid.
10) Ders., Kritische Bemerkungen über vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W. VERHOEFFS 1903. Zool. Anz., Bd. XXVI.
11) Ders., Zur Systematik der Hexapoden 1904. Zool. Anz., Bd. XXVII.
12) Ders, Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexopoden: Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Apterygota 1909. Zool. Anz., Bd. XXXIV.
13) BRUNTZ, L., Les globules sanguins des Crustacés Arthrostracés. Leur origine. 1906. C. R. Soc. Biol. Paris, Tom. LX.
14) Ders., Les reins labiaux et les glandes cephaliques des Thysanoures. 1908. Arch. Zool. Exp., Tom. IX.
15) Ders., a) Sur l'existence des glandes cephaliques chez Machilis marit. Leach. b) Sur la sturcture et le réseau trachéen des canaux excréteurs des reins de Machilis marit. Leach. c) Sur la cytologie du labyrinthe rénal des Thysanoures 1908, C. R. Acad. Sc. Paris, Tom. CXLVI.

1) Nummern in diesem Verzeichnis.

16) Ders., Sur la contingence de la bordure en brosse et la singnification probable des bâtonnets de la cellule rénale 1908. C. R. Acad. Sc. Paris, Tom. CXLVII.
17) Ders., Note sur l'anatomie et la physiologie des Thysanoures 1908. C. R. Soc. Phiol. Paris, Tom. LXIV.
18) Ders., Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures 1908. Arch. Zool. Exp., Tom. VIII, S. 4.
19) Burmeister, H., Handbuch der Entomologie 1832. Bd. I. 1838. Bd. II, Berlin.
20) Bütschli, O., Zur Entwicklung der Biene 1870. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XX.
21) Bütschli, O. und Schewiakoff, W., Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden 1891. Biol. Zentralblatt, Bd. XI.
22) Carl, J., Über schweizerische Collembola 1899. Inaug. Dissert., Genf.
23) Carrière. J., Drüsen der Insektenembryonen 1891. Biol. Zentralblatt, Bd. XI.
24) Carrière, I., u. Bürger, O., Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria, Fabr.) im Ei 1897. Nova Acta, Bd. LXIX.
25) Claypole, Agnes, The Embryology and Oogenesis of Anurida maritima (Guér.) 1898. Journ. Morph., Vol. XIV.
26) Claus, C., Über Herz und Gefäß der Hyperiden 1879. Zool. Anz., Bd. I.
27) Ders., a) Zur Kenntnis der Kreislauforgane der Schizopoden und Dekapoden. b) Die Kreislauforgane und Blutbewegung der Stomatopoden 1884. Arb. a. d. zool. Institut Wien, Bd. V.
28) Creutzberg, N., Über den Kreislauf der Ephemerenlarven 1885. Zool. Anz., Bd. VIII.
29) Dahl, Fridr., Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Tieren. Sitzgsber. naturf. Freunde. Berlin 1903.
30) v. Dalla Torre, W., Die Gattungen und Arten der Apterygogenea (Brauer) 1895. 46. Programm d. k. k. Staatsgymn. Innsbruck.
31) v. Ebner, V., Über die Kittlinien der Herzmuskelfasern 1900. Sitzungsber. d. k. Acad. d. Wiss. Wien math.-nat. Cl., Bd. CIX.
32) Enderlein, G., Beiträge zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei Insekten 1900. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LV.
33) Escherich, H., Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren 1903. Zool. Anz., Bd. XXVI.
34) Ders., Das System der Lepismatiden 1905. Zoologica, Bd. XIX.
35) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren 1906. Zool. Anz., Bd. XXX.
36) Fernald, H. F., Studies on Thysanuran Anatomy (Prelim. Comm.) 1890. I. Hophins Univ. Circ., Vol. IX.
37) Folsom, I. W., Description of species of Machilis and Seira from Mexico 1898. Psyche, Vol. VIII.

38) Ders., The anatomy and physiology of the Mouth parts of the Collembola Orchesella cincta L. 1899. Bull. Unis. of Comp. Zool., Vol. XXXV.
39) Ders., The development of the mouth parts of Anurida (Guér) 1900. ibid., Vol XXXVI.
40) Ders., Papers from the Hariman Alaska Exped. XXVII. Apterygota 1902. Proc. Washington Acad. Sc., Vol. IV.
41) Franz, V., Über die Struktur des Herzens und die Entstehung der Blutzellen bei Spinnen 1904. Zool. Anz., Bd. XXVII.
42) Fulmek, L., Beiträge zur Kenntnis des Herzens der Mallophagen 1905. Zool. Anz., Bd. XXIX.
43) Ders., Das Rückengefäß der Mallophagen 1907. Arb. a. d. Zool. Instit. Wien, Bd. XVII.
44) Gadzikiewicz, W., Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden 1905. Zool. Anz., Bd. XXIX.
45) Ders., Über den feineren Bau des Herzens bei Malakostraken 1905. Jenaische Zeitschr., Bd. XXXIX.
46) Ders., Zur Histologie des Blutgefäßsystems bei Arachniden. Trav. Lab. Zool. et Stat. Biol. Sebastopol. Petersburg 1908 (Russisch.)
47) Germann, H., Does the Silber-fish (Lep. sacch.) Feed on Starch and Sugar 1906. U. S. Dept. Argric. Div. Entom. Bull.
48) Giardina, A., Ein Beitrag zur Kenntnis des Genus Machilis 1900. Illustr. Zeitschr. der Entomol., Bd. V.
49) Graber, V., Über die Blutkörperchen der Insekten 1871. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math. nat. Cl., Bd. LXIV.
50) Ders., Über den propulsatorischen Apparat der Insekten 1873. Arch. mikr. Anat., Bd. IX.
51) Ders., Über den pulsierenden Bauchsinus der Insekten 1876. ibid., Bd. XII.
52) Ders., Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten 1891. Biol. Zentralblatt, Bd. XI.
53) Grassi, B., Notice préliminaire sur l'anatomie des Thysanoures 1884. Arch. Ital. de Biolog., Tom. V.
54) Ders., I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria II. L'Iapyx e la Campodea. Memoria III. Contribuzione allo studio dell'anatomia del gen. Machilis 1886. Atti accad. Gioenia, Catania, Tom. XIX.
55) Ders., I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti Memoria VII. Anatomia comparata dei Tisanuri. R. Acad. dei Lincei. Roma 1888.
56) Grassi, B. u. Rovelli, G., Tavola analitica dei Tisanura italiani 1889, Bull. della soc. entom. ital. Fir.
57) Dies., I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria VI. Il sistema dei Tisanuri 1890. Naturalista Siciliano 1889—90.
58) Grassi. B., Les ancêtres des Myriapodes et des Insectes 1889. Arch. ital. de Biolog., Tom. II.
59) Grünberg, H., Die Homologie des Trochanters bei Chilopoden und Insekten, sowie über die Bedeutung sekundärer Einschnürungen am Trochanter verschiedener Insekten. Sitzgsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1903.

60) Gungl, O., Anatomie und Histologie der Lumbricidengefäße 1904. Arbeit a. d. Zool. Institut Wien, Bd. XV.
61) Gutherz, S., Zur Histologie der quergestreiften Muskelfaser, insbesondere über deren Querschnittbild bei der Kontraktion 1910. Mikr. Anat., Bd. LXXV.
62) Haase, E., Die Abdominalanhänge der Insekten 1889. Morphol. Jahrb., Bd. XV.
63) Handlirsch, A., Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig 1906.
64) Hansen, H. J., Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten 1893. Zool. Anz., Bd. XVI.
65) Henneguy, L. F., Les Insektes. Morpologie-Reproduction-Embryologie. Paris 1904.
66) Herbst, C., Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden (Drüsen; Koxalorgan; Gefäßsystem und Eingeweidenervensystem) 1891. Bibl. Zoologica, Bd. III.
67) Heymons, R., Grundzüge der Entwicklung des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden Anhang zu den Abhdlg. d. k. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin I. 1896.
68) Ders., Ein Beitrag zur Entwicklung der Insecta apterygota. Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin 1896.
69) Ders., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Lepisma sacch. L. 1897. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII.
70) Ders., Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten 1899. Nova Acta, Bd. LXXIV.
71) Ders., Entwicklungsgeschichte der Scolopender 1901. Zoologica, Heft 33.
72) Heymons, Rich. u. Helene, Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verhandl. d. deutschen zool. Ges., 15. Vers. Breslau 1905.
73) Heymons, R., Drei neue Arbeiten über Insektenkeimblätter. Eine zusammenfassende Besprechung unter Berücksichtigung der wichtigsten Literatur 1905. Zool. Zentralblatt, Bd. XII.
74) Ders., Über die ersten Jugendformen von Machilis alternata Silv. Sitzgsber. naturf. Freunde. Berlin 1906.
75) Hoffmann, R. W., Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kollembolen 1904. Zool. Anz., Bd. XXVIII.
76) Ders., Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von Tomocerus plumbeus L. II. Beitrag zur Kenntnis der Kollembolen 1905. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXII.
77) Ders., Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus L. III. Beitrag zur Kenntnis der Kollembolen 1905. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXIX.
78) Holmgren, N., Zur Morphologie des Insektenkopfes. III. Das Endolabialmetamer der Phalacroceralarve 1908, Zool. Anz., Bd. XXXII.

79) Jaworowski, A., Über die Entwicklung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei Chironomus und einiger anderen Insekten 1879. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien math.-nat. Cl., Bd. LXXX, I. Abtg.
80) Jordan, H., Über die sekretive und absorptive Funktion der Darmzellen bei Wirbellosen, insbesondere bei Insekten 1911. Verhandlungen d. deutsch. Zool. Gesellsch., 21. Vers. in Basel. 1911.
81) Jourdain, S., Sur le Machilis maritima 1888. Compt. Rend., Tom. CVI.
82) Kollmann, M., Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoide des Invertébrés 1908. Ann. Sc. Nat. S. 9, Tom. VIII.
83) Korotnef, A., Entwicklung des Herzens bei Gryllotalpa 1882. Zool. Anz., Bd. VI.
84) Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1891—1902.
85) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. Arthropoden. Jena 1889.
86) Ders., Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jena 1903.
87) Lécaillon, A., Recherches sur la structur et le développement postembryonnaire de l'ovaire des insectes: III. Machilis maritima Latr. Bull. Soc. entom. France 1900.
88) Leontowitsch, A., Über neue physiologische Untersuchungsmethode zum Studium der Blutzirkulation der Wirbellosen und einige Resultate derselben bei Ranatra und Palaemon squilla 1911. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. XII.
89) Leidig, Fr., Anatomisches und Histologisches über die Larve von Corethra plumicornis 1851. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. III.
90) Ders., Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
91) Lubbock, J., Monographie of the Collembola and Thysanura. Ray. Soc. London 1873.
92) Marshall, Wm. S., A Study of the follicular Epithelium from the Ovary of the Walkingstick, Diapheromera femorata 1909. Arch. f. Zellforschung, Bd. III.
93) Nicolet, H., Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles 1841. Extr. Nouv. Mém. Soc. Helv. Sci. Nat. Neuchâtel, Vol. VI. (Auch separat 1843.)
94) Olfers, E. de, Annotationes ad anatomiam Podurarum. Diss. inaug. Berolini 1862.
95) Oudemans, J. T., Beiträge zur Kenntnis der Thysanura und Collembola. Amsterdam 1888.
96) Palmén, J., Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877.
97) Pakkard, A. S., Occurrence of Machilis variabilis in Maine 1877. Psyche, Vol. IX.
98) Pantel, J., Le Thrixion Halidayanum Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. La Cellule 1898. Tom XV.
99) Philiptschenko, J. A, Anatomische Studien über Collembola 1906. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXV.

100) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. I. Über die exkretorischen und phagozytären Organe von Ctenolepisma lineata 1905. ibid., Bd. LXXXVIII.
101) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. II. Über die Kopfdrüsen der Thysanuren 1908. ibid., Bd. XCI.
102) Pissarew, W. J., Das Herz der Biene 1898. Zool. Anz., Bd. XXI.
103) Popovici-Baznosanu, A., Sur la morphologie du coeur des Arthropodes 1905. Bull. Soc. Sc. Bucarest An. 15.
104) Ders., Sur l'existence des vaisseaux sanguins cadaux chex les Ephémérines adultes 1906. C. R. Soc. Biol. Paris, Tom. LX.
105) Ders., Contribution à l'étude l'organisation des larves des Ephémérines 1906. Arch. zool. Exper., Tom. V, S. 4.
106) Prowazek, S., Bau und Entwicklung der Kollembolen 1900. Arb. a. d. Zool. Institut Wien, Bd. XII.
107) Rosa, Dan., Le valvole nei vasi dei lumbrici 1903. Archivico Zoologico, Bd. I.
108) Schäfer, L., Die Kollembolen der Umgebung von Hamburg und benachbarten Gebiete 1896. Mittlg nat. Mus. Hamburg, Jahrgang 13.
109) Schimkewitsch, W., Über die Entwicklung von Telyphonus caudatus (L.) 1903. Zool. Anz., Bd. XXVI.
110) Ders., Über die Entwicklung von Telyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger anderen Arachniden 1906. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXI.
111) Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena 1902.
112) Seaton, Fr., The Compound Eyes Machilis 1903. Amer. Natural; Vol. XXXVII.
113) Silvestri, F., Nuovi generi e specie di Machilidae 1904. Redia, Vol. II.
114) Ders., Thysanura 1904. Fauna Hawaiiensis, Vol. III.
115) Ders., Materiale per lo studio dei Thysanuri VI.—VII. 1905. Redia, Vol. II.
116) Ders., Catalogue des Machilidae de la Collection du Museum. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 1907.
117) Ders., Quelques formes nouvelles de la famille des Machilides 1907. Ann. d. Sc. nat. Zool., Tom. VI., p. S.
118) Sommer, A., Über Macrotoma plumbea. Beiträge zur Anatomie der Poduriden 1885. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI.
119) v. Stummer-Trauxfels, R., Vergleichende Untersuchungen über die Mundwerkzeuge der Thysanuren und Kollembolen 1891. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien math.-nat. Cl., Bd. C, I. Abtlg.
120) Tullberg, T., Sveriges Podurider. Kgl. tvenska Vetensk. Akad. Handlingar Stockholm 1871/72. Ny Foljd, Bd. X.
121) Uzel, Hch., Vorläufige Mitteilung über die Entwicklung der Thysanuren 1897. Zool. Anz., Bd. XX.
122) Ders., Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz 1898.

123) Vejdovsky, F., Zur Hämocöltheorie 1902. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXII.
124) Ders., Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie 1907. ibid., Bd. LXXXV.
125) Verheoff, C., Cerci und Styli der Tracheaten 1895. Entom. Nachrichten.
126) Ders., Über die Nerven des Metazephalsegmentes und die Insektenordnung Oothecaria 1902. Zool. Anz., Bd. XXV.
127) Ders., Beiträge Zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden 1902. Abh. d. kais. Akad. d. Nat. Halle 1902.
128) Ders., a) Zur vergleichenden Morphologie der Koxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. b) Tracheatenbeine. 2. Aufsatz: Trochanter und Praefemur 1903, Zool. Anz., Bd. XXVI.
129) Ders., Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren 1905. Nova Acta Leop. Carol, Bd. LXXXIV.
130) Ders., Über Felsenspringer, Machiloidea. 3. Aufsatz: Die Entwicklungsstufen. 4. Aufsatz: Systematik und Orthomorphose 1910. Zool. Anz., Bd. XXXVI.
131) Verson, E., Sul vaso pulsante della Secaria 1908. Atti de R. Istit. Veneto d. Sc. L. ed A., Tom. LXVII. Parte seconda 1907/1908.
132) Viallanes, H., Recherches sur l'histologie des Insectes Thèses 1883. Ann. d. Sc. nat., Tom. XIV, S. 6.
133) Vogt u. Jung., Lehrbuch der prakt. vergleichenden Anatomie 1889—1894. Bd. II.
134) Vosseler, J., Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln bei Arthropoden. Tübingen 1891.
135) Willem, V., Recherches sur les Collemboles et les Thysanures 1900. Mém. cour. Mém. sav. étr. Ac. Belg., Tom. LIII.
136) Winterstein, H., Handbuch der vergleichenden Physiologie 1910. Bd. II. Physiologie des Stoffwechsels. Physiologie der Zeugung. 1. Hälfte. Jena 1910.
137) Wood-Mason, F., Morphological notes bearing on the origin of Insectes 1879. Trans. Ent. Soc. London 1879.
138) Zawarzin, Alex., Histologische Studien über Insekten. 1. Das Herz der Äschnalarven 1911. Zeitschr. f wiss. Zool., Bd. XCVII.
139) Zielinska, Janina, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriziden 1908. Jenaische Zeitschr., Bd. XLIV.
140) Zürcher, Leo, Histologie der Körper- und Darmmuskulatur und des Hämocöls von Owenia 1909. Jenaische Zeitschr., Bd. XLV.

Buchstabenerklärung.

an anterior.
adv Adventitia.
afk Afterklappe.
aft Anfang des Filum terminale.
al Augenlobus.
ao Aorta.
aow Aortenwandung.
ar Arterie.
ark Arterienklappe.
au außen.
b Bindegewebe.
bl Blutkörperchen.
bls Blutkörpersyncytium.
ch Chitin.
d Darm.
dia Diaphragma.
dl Dilatator.
dlm dorsaler Längsmuskel.
dm Darmmuskulatur.
do dorsal.
dr Drüse.
ds dorsales Septum.
dvm Dorsoventralmuskel.
ed Enddarm.
ef elastische Fasern.
ei Einbuchtung am Fil. term.
ep Epithel.
epk Epithelkern.
f Fettkörper.
fa Facettenauge.
fm Fächermuskel.
f.t. Filum terminale.
g Ganglion.
go Gonaden.
gr Grenzmembran.
h Herz.
hn Herznerz.
h.oc hintere Ozelle.
hpe Hülle des Perikardialgewebes.
hw Herzwandung.
i innen.
if Falten der Intima.
in Intima.
k Kern.
k.adv Kern der Adventitia.
kl Klappe.
klsp Klappenspalt.
kn Kanal des Kopfnephridiums.
kpc Kern des Perikardialgewebes.
l lateral.
lm Längsmuskel.
lü Lücken in der Scheidewand.
m Muskel.
mb Magenblindsack.
med median.
mf Muskelfasern.
mg Magen.
mk Muskelkern.
m.oe Muskelschicht des Ösophagus.
Mp Malpighische Gefäße.
msc Muskularis.
my Myoleum.
npn Kopfnephridium.
nzk Nervenzellkern.
oe Ösophagus.
o.g Oberes Schlundganglion.
p posterior.
pc Perikardialzellen.
pg Pigment.
pl Protoplasma.
r Rückengefäß.
rm Ringmuskel.
s Septum.
sc Schuppe.
sch Scheidewand im Hinterende des Abdomens.
sch' Membran von der Afterklappe zur Scheidewand.
sl Sarkolemma.
sp spindelförmige Körperchen.
sy Sympatikus.
t Trachee.
tn Tentorium.
ü Überdachung.
v ventral.
vd Verdickung der Aortenwandung.
zafk Zahn an der Afterklappe.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—3. Teutoniiden (Verhoeff) Spezies?

In Fig. 1*a* sind der Vollständigkeit der Zeichnung wegen die Tergite seitlich etwas herauf gedreht gedacht, weshalb das Tier so breit erscheint.

Fig. 1*d*. Kopf einer 2,9 mm langen Teutonia.

Fig. 4*a*, *b*. Trigoniophthalmus (Verhoeff) ? *b* nahe der Häutung.

Fig. 5. Lepismachilis? (Verhoeff), Machilis polypoda (L). *a*, *b* u. *d* in Zeichnung etwas verschiedene Tiere; *b* u. *c* gleiches Tier von oben und von der Seite gesehen; *e* Kopf eines erwachsenen Tieres von oben gesehen; *f* Kopf eines 5,3 mm langen Tierchens.

Fig. 6—8. Machilis s. str. (Verhoeff).

Fig. 6. Machilis cylindrica, Varia fasciola (Geoffr., Grassi).

Fig. 6*a*. Zwei Machiliden in Kopulation.

Fig. 7. Machilis cylindrica (Geoffr.). *e* Kopf eines 3,5 mm langen Tierchens; *f* Kopf eines ausgewachsenen Tieres.

Fig. 8. Machilis spec.?, typisch für Kerenzerberg am linken Ufer des Walensees.

Gemeinsame Abkürzungen für alle Figuren: *An* Antennen; *Fa* Facettenaugen; *h. O. v. O.* hintere und vordere Ozellen; *Mp* Maxillarpalpus; *Ce* Cerce; *F. t.* Filum terminale; *Ov* Ovipositor; *St* Stylus.

Sämtliche Zeichnungen sind ohne Zeichenapparat unter Benutzung von Lupen mit 5—30facher Vergrößerung gemacht, zum Teil nach lebendem, zum anderen Teil nach frisch getötetem Material. Der Hauptwert wurde auf die Schuppenzeichnung des Rückens verlegt. — In den Angaben über Körperlänge ist das Filum terminale nicht einbezogen.

Tafel II.

Fig. 1. Rückengefäß im 6.—9. Abdominalsegment, wie es durch das schuppenlose Chitin hindurch erscheint. Vergr. ca. 20 : 1.

Fig. 2. Durchscheinendes Rückengefäß im Mesothorax.

Fig. 3. Schema zu Fig 1.

Fig. 4. Enthäutete in Sublimat fixierte Machilis. Makroskopische Ansicht des Rückengefäßes. Vergr. ca. 10 : 1.

Fig. 5. Horizontaler Längsschnitt durch Thorax und Kopf von Machilis cylindrica (Geoffr.) oder Spez. Taf. I, Fig. 7.

Graugrün: Ektoderm und Kopfganglion. Violett: Kopfdrüse und Kopfniere. Blau: Tracheen. Gelb: Darm. Orange: Muskulatur. Rot: Aorta. Vergr. 65 : 1.

Fig. 6. Schnitt aus einer Querschnittserie, Kopf also mehr in Längsrichtung aber schief von Augen zu Labium getroffen. Machilide. *al* Augenloben des oberen Schlundganglions. *h. oc* hintere Ozelle. *m* Muskel vom Tentorium zum Winkel zwischen Facettenaugen und Frons. *k* unpaarer Ausführkanal der Kopfnieren. *tn* Tentorium. Vergr. 34 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch das Abdomen etwas schief zur Längsachse des Tieres. 8. Abdominalsegment mit Fächermuskel. Vergr. 65 : 1.

Fig. 8. Sagittaler Längsschnitt durch das Körperhinterende. Ein Stück des Filum terminale und 10. Abdominalsegment einer Teutoniide. Vergr. 65 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch das Filum terminale. Rot: Arterie. Blau: Tracheen. Machilide. Chitin nur oben rechts gezeichnet. Vergr. 65 : 1.

Fig. 10. *a, b, c* drei Entwicklungsstadien des Stylus an der Coxa eines Thoraxbeines. *St* Stylus.

Fig. 11. Hinterteil von Machilis cylindrica (Taf. I, Fig. 7). *Afk* Afterklappen (Telson nach Heymons); *Cc* Cerce; *F. t.* Filum terminale.

Tafel III.

Fig. 12. Aus einer Horizontalschnittserie. Schnitt durch die Klappe an der Grenze zwischen Herz- und Kopfaorta. Junge Machilide. Vergr. 65 : 1.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch Ostium im 2. Abdominalsegment. Ostienklappe bei Systole. Lepismachilis (Mach. polypoda). Vergr. 275 : 1.

Fig. 14. Sagittalschnitt durch das Herz im 4. Abdominalsegment. Lepismachilis. Vergr. 275 : 1.

Fig. 15. Dasselbe durch das 5. Abdominalsegment des gleichen Tieres. Vergr. 275 : 1.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch das Herz im 5. Abdominalsegment einer Machilis; der untere Teil des Herzens fehlt. Vergr. 275 : 1.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch die Ostien- und Kammerklappe im 5. Abdominalsegment. Lepismachilis. Orientierung den früheren Schnitten entgegengesetzt. Vergr. 275 : 1.

Fig. 18. Schnitt durch das 6. Abdominalsegment des gleichen Tieres wie in Fig. 12 u. 13. Vergr. 275 : 1.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch das 6. Abdominalsegment des nämlichen Tieres wie in Fig. 11. Vergr. 275 : 1.

Fig. 20. *a, b* Sagittalschnitte durch das 6. Abdominalsegment. Gleiche Serie wie Fig. 16, nur das Herz auf der anderen Seite getroffen, *a* mehr der Mitte, *b* mehr der Seite zu. Diastole. Vergr. 480 : 1.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch das 9. Abdominalsegment des Tieres von Fig. 16. *u. o.* unteres Ostium; *o. o.* oberes Ostium. Vergr. 275 : 1.

Die Pfeile deuten überall die Richtung des Blutstromes an.

Fig. 22. Querschnitt durch die Klappe an der Grenze zwischen Herz und Schwanzarterie im 10. Abdominalsegment. *a—f* von hinten nach vorn aufeinanderfolgende Schnitte. Vergr. 275 : 1. ?.

Fig. 23. *a* Querschnitte durch die Arterie; *b* Querschnitt durch das Herz; beide Schnitte in der Nähe des Überganges vom Herz in die Arterie und aus der gleichen Serie. Machilis. Einzige Schnittserie mit solcher Wandbeschaffenheit. Vergr. 480 : 1.

Fig. 24. Längsanschnitt der Arterie. Machilis. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 600 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch das 10. Abdominalsegment hinter der Berührungsstelle der Arterie mit dem Darm, wo die Arterie wieder gegen das Integument hinaufsteigt. *m* Muskel, der die Arterie mit dem Enddarm verbindet. Vergr. 275 : 1.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch das Hinterende des Abdomens, wo die Scheidewand von der Afterklappe zum Vorderende des Filum terminale hinaufzieht. Das Integument oberhalb der Arterie ist weggelassen. Machilis. Vergr. 175 : 1.

Fig. 27. Sagittalschnitt: Ansatzstelle der Scheidewand an das Integument des Filum terminale. Machilis. *lü* Lücken in der Scheidewand. Vergr. 480 : 1.

Fig. 28. Sagittalschnitt: Ansatzstelle der Scheidewand an der Afterklappe. Vergr. 275 : 1.

Fig. 29. Horizontalschnitt durch das 10. Abdominalsegment; von oben gesehen. Teutonia. Vergr. 275 : 1.

Fig. 30. Optischer Längsschnitt durch den Stylus eines Thoraxbeines. Vergr. 275 : 1.

Tafel IV.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch die Arterienklappe einer Machilis. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 480 : 1.

Fig. 32. Sagittalschnitt durch die Arterienklappe einer Machilis. Ehrlichs Hämalaun und Orange. Vergr. 480 : 1.

Fig. 33. Horizontalschnitt durch die Arterienklappe einer Machilis; von oben gesehen. Flemming. Vergr. 480 : 1.

Fig. 34. Querschnitt durch die Klappe an der Grenze zwischen Herz und Arterie, etwa in halber Länge der Klappe. Vergr. 275 : 1.

Fig. 35. Querschnitt durch die Arterie und hinteres Ende der Klappe. Machilis. Vergr. 480 : 1.

Fig. 36. *a* u. *b* Sagittalschnitte durch die Klappe zwischen Herz und Aorta. *b* Schnitt mehr am seitlichen Rande; *a* mehr gegen die Mitte des Rückengefäßes. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 600 : 1.

Fig. 37. *a* Schnitt durch die Herz-Aortenklappe in der Richtung wie punktierte Linie in Fig. 37 *b* sie andeutet. Lepismachilis. Vergr. 600 : 1.

Fig. 38. *a* Schnitt durch die Herzaortenklappe in der Richtung wie punktierte Linie 38 *b* sie andeutet. *mb* kleine Blindsäcke des Magens. Lepismachilis. Vergr. 275 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch eine Aorta, die eine Strecke weit durch dorso-ventrale Längsscheidewand in zwei Kanäle geteilt wird. Teutonia. Vergr. 600:1.

Fig. 40. Sagittalschnitt durch das vordere Aortenende in der Gegend des Schlundringes. Im Aortenlumen ein krankhaftes (?) Blutsyncytium *bls.*, mit der unteren Aortenwand verwachsen. Teutonia. Vergr. 600 : 1.

Fig. 41. Querschnitt durch Aorta und Ösophagus, dorso-ventral nicht ganz senkrecht zur Längenachse der Aorta. Vergr. 480 : 1.

Fig. 42. Querschnitt durch Aorta und Ösophagus, wo die Aorta sich dem oberen Schlundganglion nähert. Schnitt also senkrecht zur Längsachse des Kopfes. *dr* vordere Kopfdrüse. Vergr. 480:1.

Eig. 43. Querschnitt durch Aorta und Ösophaguswandung und unmittelbar bevor die Aorta aufhört, der Ösophagus an den Clypeus herantritt und mit ihm durch Dilatatoren verbunden ist. *nf.* Neurofibrillen der Schlundkommissur. Machilis. Vergr. 480:1.

Fig. 44. Aus gleicher Serie: Aortenwandung etwas gestreift. Schnitt in der Übergangsstelle der Aorta in das Herz. Verg. 600:1.

Fig. 45. Stück Aortenwandung längsgeschnitten, in unmittelbarer Nähe des oberen Schlundganglions. Machilis. Vergr. 1200:1.

Fig. 46. Stück Aortenwandung, wo sie in das obere Schlundganglion übergeht; Längsanschnitt. Machilis. Vergr. 1200:1.

Fig. 47. *a—c* Kerne der Aortenwandung. Machilis. 1200:1. *d* Ungewöhnlich großer Kern der Herzmuscularis.

Fig. 48. Kern aus Ringmuskel der Ösophaguswandung. Machilis. Vergr. 1200:1.

Fig. 49. Querschnitt durch Aorta und oberes Schlundganglion; Höhenachse des Schnittes etwas schief zur Längsachse der Aorta. Übertritt eines Herznerven aus dem oberen Schlundganglion in die Aortenwandung. Machilis. Vergr. 480:1.

Fig. 50. *a* und *b* Querschnitt durch eine Arterie, die der Länge nach eine Strecke weit von einer dorso-ventralen Scheidewand durchzogen ist. Schnitte in verschiedener Höhe der Arterie. *cp* Körperepithel. Vergr. 480:1.

Tafel V.

Fig. 51. Sagittaler Seitenschnitt der Herzwandung im 9. und 10. Abdominalsegment vor dem Übergang in die Arterie. Machilide. Vergr. 480:1.

Fig. 52. Längsanschnit der Herzwandung. Vergr. 600:1.

Fig. 53. Längsanschnitt der Herzwandung. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 600:1.

Fig. 54. *a* Horizontalschnitt durch das Herz in einem Abdominalsegment. Machilis. Vergr. 275:1. *b* Durch punktierte Linien angedeutetes Stück der Herzwandung stärker vergrößert 1200:1.

Fig. 55. Halb Quer-, halb Längsschnitt durch das Herz.

Fig. 56. Horizontaler Herzanschnitt. Machilis. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 600:1.

Fig. 57. Querschnitt durch das Herz. Machilis. Vergr. 480:1.

Fig. 58 und 59. Herzwandungsstücke, Dickenschnitte. Vergr. 600:1

Fig. 60. Muskelkerne der Herzwandung. *a* von der Fläche; *b* etwas schief geschnitten; *c* Höhenschnitt; *d* u. *f* zwei verschiedene Kerne; *e* gleicher Kern bei verschiedener Einstellung des Tubus. Vergr. 1200: 1

Fig. 61. *a* u. *b* Kerne aus Körpermuskulatur. 1200:1

Fig. 62. Klappenstück mit Kern aus dem 5. Abdominalsegment. Vergr. 1200:1.

Fig. 63. Blutkörperchen; Kern mit Plasma. 1200:1.

Tafel VI.

Fig. 64. Sagittalschnitt durch Hinterende des Abdomens mit Arterie.

Fig. 65. Dasselbe. Die Scheidewand verläuft in der Richtung der Arterie; punktierte Linie gibt die gewohnte Richtung an. Beide Figuren Vergr. 115:1.

Fig. 66. Flächenansicht eines Stückes der Scheidewand im 10. Abdominalsegment. Vergr. 600:1.

Fig. 67. Querschnitt durch die Arterie im Filum terminale. *a* etwas weiter hinten als *b*. Vergr. 480:1.

Fig. 68. Querschnitt durch Herz, Diaphragma und Perikardialgewebe mit Ausläufern zur Herzwandung. Vergr. 480:1.

Fig. 69. Gleicher Schnitt; Abzweigung einer Faser vom Diaphragma zum Perikardialgewebe und zur Herzwandung. Vergr. 600:1.

Fig. 70. Etwas schräger Horizontalschnitt durch 9. und 10. Abdominalsegment mit Septum an der Segmentgrenze. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 65:1.

Fig. 71. Querschnitt durch Herz und Fächermuskel. Machilis. Vergr. 115:1.

Fig. 72. Aus Horizontalschnitt: Abgangsstelle des Fächermuskels und seine ersten Abzweigungen. Eisenhämatoxylin nach Héidenhain. Vergr. 275:1.

Fig. 73. Fächermuskel näher dem Herzen. Vergr. 275:1.

Fig. 74. Horizontalschnitt durch eine Segmentgrenze. Vorderes Tergitende oberhalb der Ansatzstelle des Fächermuskels. Vergr. 115:1.

Fig. 75. Horizontalschnitt durch Herzunterseite; Fächermuskelzug an der Herzwandung. Vergr. 115:1.

Fig. 76. Dasselbe im nächsten Schnitt. Vergr. 275:1.

Beiträge zur Systematik der Gattung Flabelligera und Studien über den Bau von Flabelligera (Siphonostoma) diplochaitus, Otto.

Von

Kurt Günther, Breslau.

Mit Tafel VII und 55 Figuren im Text.

Einleitung.

Die Anregung zu der Arbeit erhielt ich während der Teilnahme am biologischen Kursus in der K. K. zoologischen Station in Triest im Frühjahr 1909. Im zoologischen Institut der Universität zu Breslau wurde sie darauf in Angriff genommen. Die Osterferien 1910 führten mich wiederum nach Triest, um daselbst Material zu suchen. Herrn Prof. Cori, dem Direktor der dortigen K. K. zoologischen Station, sage ich an dieser Stelle für sein großes Entgegenkommen während meines Aufenthaltes in jener Anstalt meinen verbindlichsten Dank. Fortgesetzt wurde die Arbeit im zoologischen Institut der Universität zu Jena. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Plate, welcher der Arbeit mit großem Interesse folgte, erhielt ich ein Reisestipendium aus den Mitteln der P. von Ritter-Stiftung, wodurch es mir möglich war, zwecks biologischer Studien das deutsche zoologische Institut in Rovigno, Istrien, zu besuchen. Herrn Prof. Plate sei dafür an dieser Stelle mein herzlichster Dank gesagt. Ebenso danke ich Herrn Dr. Krumbach, dem Direktor letztgenannter Anstalt, für die vielen Anregungen, die er mir aus dem reichen Schatze seiner Erfahrungen zuteil werden ließ. Der systematische Teil der Arbeit wurde im Königl. Museum für Naturkunde in Berlin angefertigt. Herrn Prof. Brauer daselbst danke ich verbindlichst für den Arbeitsplatz, den er mir dort anwies und Herrn Prof. Collin für seine Hilfe bei der Beschaffung der nötigen Literatur.

A. Beiträge zur Systematik der Gattung Flabelligera.

Der Name dieser Gattung hat im Laufe der Jahre oft gewechselt; daher möge kurz die Berechtigung dieser Namengebung untersucht werden. Gattung und Familie wurden 1820 von OTTO (81) Siphostoma genannt. Durch RAFINESQUE war jedoch schon ein Lophobranchiat so bezeichnet worden. RATHKE (84) änderte 1835 den Namen in Siphonostoma um und benannte so neben Siph. dipl. Otto den von Blainville Pherusa Mülleri genannten Wurm Siphonostoma plumosa. Den Namen Pherusa konnte RATHKE nicht aufrecht erhalten, weil er schon von LEACH 1815 einer Amphipodengattung beigelegt worden war. 1838 nannte DUJARDIN (16) Gattung und Familie dieser Würmer Chlorhaema. Dieser Name wurde später von QUATREFAGES (82) akzeptiert. Auch GRUBE (42) benannte so die Familie, nachdem er ihr 1851 den Namen Pherusea (31) gegeben hatte, ebenso wandte LEVINSON (67) diesen Namen auf die Familie an. 1829 beschrieb SARS (90) einen hierher gehörenden Wurm als Flabelligera. Dieser Name ist hiernach der älteste und muß auf die Gattung Anwendung finden. Für die Familie hat sich viel zu sehr die Bezeichnung Chloraema eingebürgert, als daß sie durch den Namen Flabelligeradeae, wie er von JOSEPH (29) angenommen wird, verdrängt werden könnte.

Im folgenden sei eine kurze Charakteristik der Chlorhaemiden gegeben. Die Segmentierung des gestreckten, nach hinten verjüngten, in der Mitte oder vorn etwas aufgeblähten Körpers ist äußerlich nicht immer sichtbar; aber durch die Wiederholung der Ganglienknoten und der Borstenbündel streng durchgeführt. Die Zahl der Segmente schwankt zwischen einigen 20 und über 100. Die Haut ist ausgezeichnet durch einen großen Reichtum von Papillen verschiedener Gestalt. Sie sondert reichlich Schleim ab, der bei den verschiedenen Gattungen von verschiedener Konsistenz ist. Das erste Segment ist das, welches die vordersten Borsten trägt. Es umgibt wie eine Scheide die Kopfdecke und das Prostomium. Erstere trägt jederseits einen Fühler, lateral und dorsal davon die Kiemenfäden. Die Fühler sind immer, auch im ausgestreckten Zustande stärker als die Kiemenfäden und besitzen eine tiefe ventrale Furche. Die Kiemen enthalten einen zweischenkligen Gefäßbogen.

Die Borsten stehen jederseits in einem dorsalen und einem ventralen Bündel. Die dorsalen sind haarförmig und oft so fein,

daß sie wiederholt übersehen worden sind. Die ventralen Borsten sind dicker und haben eine dunklere und gekrümmte Spitze. Einige Gattungen haben am ersten oder an den vordersten zwei oder drei Segmenten nur haarförmige Borsten, die dann nach vorn gerichtet sind. Die Zahl der Borsten im dorsalen Bündel übertrifft meist die der im ventralen. Eine Eigentümlichkeit der Borsten besteht darin, daß sie längs gestreift und quer geringelt erscheinen. Die Papillen der Haut setzen sich auf den Parapodien fort und erreichen bei Flabelligera die Länge der Borsten.

Der Darmkanal beginnt mit drei wulstförmigen Lippen. Die Speiseröhre erweitert sich allmählich in den drüsenreichen Magen, der allmählich wieder dünner werdend in den Darm übergeht, der eine Schlinge beschreibt. Neben dem Magen liegen blasse Schläuche, welche an den Seiten des Rüssels ausmünden.

Die Nephridien münden bei der Gattung Brada zwischen 4. und 5. Segment nach außen. Bei den anderen Gattungen gelangt das Sekret unter die Haut, wodurch Pigmentierung derselben hervorgerufen wird.

Das Blut ist wie bei Serpula, Spirographis u. a. grün. Im Rückensinus liegt ein Herzkörper.

Das Nervensystem beginnt mit dem im Prostomium liegenden Gehirn, von dem zwei Stränge ausgehen, die den Schlund umgeben, um ventral davon zum Unterschlundganglion zu verschmelzen. Von hier aus folgt in jedem Segment ein Ganglienknoten, der mit den benachbarten durch Nervenstränge in Verbindung steht und seitlich mehrere Spinalnerven aussendet, deren Ursprung zwischen Ring- und Längsmuskulatur liegt.

Die Längsmuskulatur ist in 4 Feldern angelegt.

Das Geschlecht ist getrennt.

Im System sind die Chlorhaemiden in die Nähe der Terebelliden gestellt worden. So finden wir sie bei Rathke (85) zwischen den Opheliaceen und den Chaetopteraceen, bei Malmgren (70) zwischen den Theletusen und Sphaerodoriden einerseits und den Sternaspiden und Chätopteriden andererseits. Schmarda (93) stellt die Pherusea zwischen die Chaetopterina und Hermelleacea. Er trennte jedoch die Trophonien von den Pheruseen ab und bringt sie neben die Maldanien, auch Cuvier stellt die Trophonien (Stylarioides) zu den Abranchien, weil ihm unbekannt war, daß Trophonia (Stylarioides) auch Kiemen besitzt. Quatrefages (83) gibt den Chlorhaemiden eine ganz andere Stellung. Er läßt sie

auf die Nerineen folgen. Es scheint ihn hierzu die Kiemen- und Fühlergestalt veranlaßt zu haben. KINBERG (55) stellt sie zwischen die Chaetopteriden und Maldanien einerseits und die Anthostomeen andererseits. JOSEPH (52) läßt sie auf die Spioniden und Ariciden folgen und stellt ihnen Ophelia und die Capitelliden nach GROBBEN, richtet sich nach dem neuen System von HATSCHEK und rechnet die Chlorhaemiden zu den spiomorphen Polychaeten; darin folgen sie auf die Chaetopteriden. Der Grund hierfür sind die komplizierten Parapodien, die einfachen Borsten und der vorstülpbare unbewaffnete Schlund. GROBBEN selbst erkennt die Mängel dieser Systematik an. Meiner Meinung nach gehören die Chlorhaemiden zwischen die Terebellimorphen und Serpuliden. Bei ersteren sind die Kiemen nicht nur auf die vordersten Segmente beschränkt, bei letzteren auf das vorderste. Ebenso ist es bei den Chlorhaemiden. Das Prostomium ist bei allen drei Familien reduziert. Unterscheidend kommt für die Chlorhaemiden hinzu, daß ihr Schlund vorstülpbar ist.

Die Zahl und Namen der angenommenen Gattungen der Familie der Chlorhaemiden schwanken sehr. Man kann jetzt drei Gattungen unterscheiden:

Brada-Stimpson,
Flabelligera-Sars,
Stylarioides-D. Chiaje.

Als Gattungsmerkmale von Flagelligera stelle ich folgende fest:

Die Segmentzahl, wenn sie auch nicht konstant ist, bewegt sich bei den meisten Individuen zwischen 40 und 100. Der Körper ist in klaren Schleim eingehüllt. Die Kiemen stehen in zwei Büscheln; es sind immer zahlreiche vorhanden. Die Borsten des 1. Segments, bei manchen Arten auch noch des 2. stehen nach vorn, dorsale und ventrale Borsten sind hierin gleich. Sonst sind die dorsalen Borsten stets länger und dünner als die ventralen. Der Körper ist mit Papillen bedeckt, die aus Basalstück, langem Stiel und Endverdickung bestehen.

Fundort: Geringe Tiefe mit schlammigem Grunde, kosmopolitisch.

Flabelligera diplochaitus (Otto).

Siphostoma dipl. Otto, Nova acta, T. X, P II, p. 628, T. LI.

Siphonostoma dipl. Cuvier. Règne animal., T. III, p. 196, T. 6, F. 3.

Siphonostoma dipl. Costa. Ann. d. sc. nat. 1841, p. 272, T. 12, F. 1.

Siphonostoma dipl. Grube, Familien der Annel., Sep. p. 79, 1851.

Siphonostoma dipl., Quatrefages, Annèles, 1865, p. 478.

Siphonostoma dipl., Delle Chiage, Descrizione III. p. 74, 78, V. p. 96, II. p. 75, T. 99, F. 8, T. 100, F. 6, T. 109, F. 1—5.

Siphonostoma dipl., Carus, Prodomus, 1884, p. 259.

Chloraema dubium, Quatrefages, Annèl. I. p. 476.

Chl. Edwardsii, Quatrefages, Annèl. I. p. 475—478.

Chl. Edwardsii, Dujardin, Ann. des Sc. nat. hist., 2. S. XI., p. 298, T. VIII, F. 4.

Siphonostoma uncinata, M. Edwards, Régne animal., T. VII, F. 4.

Siphonostoma uncinata, Quatrefages, Annèles III. p. 475 bis 478.

Siphonostoma Edwardsii, Grube, Familien der Anneliden, Sep., p. 79, 1851.

Die Haut durchscheinend mit Papillen besetzt, letztere sind kolben- und flaschenförmig. Die Borsten der zwei ersten Segmente stehen nach vorn und sind dorsal wie ventral haarförmig. Sonst enthalten die dorsalen Parapodien haarförmige, blasse, lange Borsten, die ventralen dagegen an der Spitze gekrümmte, strohgelbe, kurze Borsten. Die Segmente, über 40, sind am hinteren Körperende meist scharf geschieden. Tentakel lang und dick. Kopfspitze vorhanden.

Verbreitung: Mittelmeer — Nordmeere.

Flabelligera affinis (Sars.).

Fl. affinis: Sars., Bidrag til Svedyrenes Naturhistorie 1829, p. 31, T. III.

Chloraema Edwardsii Duj. Duj. Observ. sur quelques Annèl. mar. Ann., 2 S., T. XI, p. 288, T. VIII, F. 1—5.

Siphonostomum vaginiferum Rathke. R. Nova acta 1843, T. XX, p. 210, T. XI, F. 3—10.

Siphonostomum vaginiferum Leuckart, Archiv f. Naturgesch. 1849, p. 164.

Chloraema sordidum Quatrefages. Ann. d. sc. nat., 3 S., T. XII, 1849, p. 285, T. IX, F. 10.

Hist. nat. d. Annèl., T. I, p. 474, T. XII, F. 3—6.

Chloraema Dujardini Quatrefages. Ann. d. sc. nat., 3 S., T. XII, 1849, p. 282, T. IX, F. 1—9.

Hist. nat. d. Annèl., T. I, p. 471, T. XII, F. 2.

Fl. affinis: Malmgren. Ann. polych. 1867, p. 193.

Fl. affinis: Grube. Mitt. über d. Fam. der Chlorh. 1876, Sep., p. 60.

Fl. affinis: Cunnigham and Ramage. Trans. Edinb. Soc 1888, T. XXIII, p. 677, T. XLXI, F. 40.

Fl. affinis: Levinsen. Vid. Meddel. naturh. Förh., p. 127.

Fl. affinis: Marenzeller. Arch. f. Naturg. 1889, p. 132.

Fl. affinis: St. Joseph. Ann. des. sc. nat., 7 S., T. XVII, p. 96, T. V, F. 121—123.

Fl. affinis: Ehlers. Polych. der Hamb. magell. Sammelreise 1897, p. 105, T. VII, F. 168—173.

Siphonostoma uncinata M. Edwards. Regne animal., T. VI, F. 4.

Pherusa vaginifera Quatrefages. Hist. nat. d. Annèl. I, p. 483.

Die Segmente sind am Vorder- und Hinterkörper deutlich von einander geschieden; ihre Zahl beträgt über 40. Die Haut ist derb, sie läßt die inneren Organe nicht hindurchschimmern. Die Bauchseite ist gerunzelt. Die Tentakel sind kurz und dick. Kopfspitze vorhanden. Kiemenfäden zahlreich, stehen in zwei lateralen Gruppen, die dorsal zusammenstoßen, sie verjüngen sich schwach. Die Parapodien sind kegelförmig. Die ventralen Borsten sind spröde, strohgelb, am Ende rotbraun, klauenförmig gebogen, gedreht, 4—5 mm lang, 1—2 in jedem Parapodium. Die dorsalen Borsten sind biegsam, blaß, leicht gebogen, über 5 mm lang, 9—10 in jedem Parapodium. Die Zirren sind kolben- und flaschenförmig. Letztere stehen besonders auf den Parapodien. Die Borsten des 1.—3. Segments sind nach vorn gerichtet.

Fundort: Christiansund, Spitzbergen, Island, Grönland, Skandinavien, von Öresund-Vadso., England, N.-Amerika.

Flabelligera sordidum (Qfg.).

Chloraema sordidum, Quatrefages: Annèles, p. 474, T. XII, F. 3—6. Siphonostomum sordidum, Grube: Mitteilungen, Sep. p. 47.

Die Segmentzahl beträgt 40. Die Fühler sind schlank und dünn. Die Haut ist durchscheinend, vollständig in Schleim eingehüllt. Die dorsalen Borsten sind sehr fein, die ventralen — in jedem Bündel 2 — stärker, die Haken sind schwärzlich. Die Papillen — zwei Arten — bedecken den ganzen Körper. Es gibt solche mit kugelförmigen Enden und solche mit kolbenförmigen.

Länge 30 mm.

Fundort: Archipel von Bréhat.

Flabelligera pellucidum (Sars.).

Chloraema pellucidum Sars., Vidensk Selsk. Forhandl. Christiania 1871, Sep., p. 6.

Siphonostomum pell. Grube. Mitteilungen, Sep., p. 6.

Chloraema pelluc. Ehlers, Polych. der hamb. magell. Sammelreise 1887, p. 105.

Der Körper ist ventral abgeplattet. Er ist ganz in Schleim eingehüllt. Die Kiemenfäden, etwa 60, stehen in 2 Bündeln. Die Tentakel sind kurz. Die Borsten des 1. Segments stehen nach vorn. Sie sind länger und stärker als die folgenden dorsalen. In den dorsalen Bündeln stehen 5—6, in den ventralen 2. Die Spitze der letzteren ist gebogen. Papillen kann man 2 Arten unterscheiden, elliptische und langgestreckte, in ihrer Achse sind sie braun.

Die Segmentzahl beträgt bei einer Länge des Tieres von 70 mm 40—50.

Fundort: Christianiafjord.

Flabelligera pennigera (Ehl.).

Fl. pennigera, Ehlers: Die bodens. Annel. aus den Samml. der d. Tiefseeexped., 16 Bd. 1. Lf., p. 123, T. XVI, F. 9, 10.

Die Haut ist gelblich grau. Der kurze, spindelförmige Körper ist bei abgeplatteter Bauchfläche fast vierkantig. Die dünne Haut ist auf den Segmentgrenzen zu riffartig vorspringenden, unregelmäßigen Querfalten erhoben, die den Körper umfassen und auf der Rückenseite schwächer als auf der Bauchseite sind. Am Vorderende treten pinselförmig die Borstenbündel der ersten 2. Segmente hervor. Dorsale und ventrale Borsten sind in ihnen haarförmig. Die Borstenbündel sind so von Papillen eingeschlossen, daß sie das Bild kiementragender Parapodien erzeugen. Man kann kolben- und flaschenförmige Papillen unterscheiden. Die ventralen Borsten sind messinggelb oder bronzefarben, laufen mit einem vom Schaft abgesetzten etwas schief gedrehten hakenförmigen Endglied aus. Segmentzahl 28, 30 bei einer Länge von 14 mm. Um die terminale Afteröffnung steht ein Kranz von niedrigen Papillen.

Fundort: Foundery Bay, Gazelle Hafen, Kerguelen 5—10 Faden.

Flabelligera induta (Ehl.).

Ehlers, Polych. der Hamb. magell. Sammelreise. 1897, p. 105, T. VII, F. 168—173.

Ehlers, Magellanische Annel. Nachr. k. Ges. d. Wiss.-math., phys. Kl., Göttingen 1900, p. 219, Sep. p. 14.

Ehlers, Zool. Jahrb., Suppl. Fauna chilensis, II. 1901, p. 265.

Ehlers, Die Potychaeten des magell. u. chilenischen Strandes, 1901, p. 179.

Die Segmentzahl beträgt 40. Der Körper ist dorsal konvex, ventral abgeplattet oder rinnenförmig vertieft, mit einer Schleimschicht bedeckt, die von Papillen durchsetzt ist. Die Segmentierung ist undeutlich. Die Borsten der ersten 2 Segmente sind nach vorn gerichtet und tragen nur haarf. Borsten. Die dorsalen Parapodien tragen enggegliederte Borsten, in den ventralen sind 2 Hakenborsten. Papillen kommen in zwei Formen vor. Der Körper ist von vorn nach hinten bogenförmig gekrümmt. Die Haut ist hellgrau, dünn, der Darm und das Bauchmark schimmern hindurch. Das Tier besitzt bei einer Länge von 28 mm im ersten Drittel eine Breite von 5, weiterhin von 4 mm. Die Kiemen sind verhältnismäßig lang.

Fundort: Ins. Picton, Banner Cove (Michaelsen), Haberton, Harbour 6 Faden, Novarino 10 Faden (Nordenskjöld), Tumbes (Plate), Port Stanley 1 Faden (Michaelsen), S. Georgien (v. d. Steinen).

Flabelligera luctator. (Stimps.).

Tecturella luctator, Stimpson: Proc. Acad. Phil. VII. 1856. p. 391.

Pherusa tetragona, Schmarda: Neue wirbellose Tiere, p. 20, T. XX. F. 168.

Chloraema tetragona, Quatrefages, Annèl. I. p. 477.

Chloraema tetragona Kinberg: Ofers. af K. Sv. vet. Acad. Förh. 1866. p. 388.

Siphonostomum tretr., Grube: Mitteilungen 1876. Sep. 47.

Flabelligera luctator, Marenzeller: Zool. Jahrb. Abt. Syst. III. p. 15. T. I. F. 6.

Der Körper ist vierkantig. Die Kopfborsten sind wenig gekrümmt. Die Fühler sind kürzer als die Kiemen. In den dorsalen Borstenbüscheln stehen 4 Borsten, die länger und dicker als die Kopfborsten sind. Die ventralen Borsten sind gekrümmt, zwei in einem Bündel. Die Papillen auf den Parapodien sind länger als die auf dem übrigen Körper. Die Segmentzahl bei einer Länge von 40 mm 37. Papillen dunkel pigmentiert.

Fundort: Kap der guten Hoffnung.

Flabelligera infundibulis (Johnson).

Fl. infundibulis, Johnson: Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 1901 p. 417, T. XII, F. 124—127.

Fl. inf. ist vierkantig, dorsal mehr abgeplattet als ventral, vollständig in Schleim eingeschlossen. Die Segmente sind deutlich voneinander geschieden. Die Fühler sind lappenartig, die Kiemenfäden schlank. Die Borsten des ersten und zweiten Segments sind stärker als die dorsalen Borsten der übrigen Segmente; schwach gebogen. Die ventralen Borsten beginnen am dritten Segment, in jedem Parapodium stehen zwei Borsten mit schwarzer, gebogener Spitze. Die Papillen sind langgestielt, flaschenförmig. Segmentzahl 40—70. Länge 55 mm. Durchmesser 5 mm.

Fundort: Scow Bai auf schlammigem Grund in 6 Faden-Tiefe.

Flabelligera bicolor (Schm.).

Pherusa bicolor Schmarda. Neue wirbellose Tiere. 1861, p. 21, T. XX, F. 167.

Chloraema tetragona Quatrefages. Annelis I, p. 477.

Siphonostomum bicolor Grube. Mitteilungen, Sep., p. 70.

Die Haut ist mit einem gallertartigen Überzug bedeckt. Die Segmentzahl beträgt 50. Die Borsten der vordersten Segmente sind blaßgelb, schwach gekrümmt. Die dorsalen Borsten sind länger, dünner als die ventralen; im dorsalen Bündel 4 Borsten, im ventralen 1 Borste. Letztere sind gelbbraun, Spitze gebogen. Die Fühler sind dünn, Kiemenfäden fadenförmig, länger als die Fühler.

Länge 50 mm, Durchm. 8 mm.

Fundort: Neu-Seeland.

Flabelligera chilensis (Schm.).

Pherusa chil. Schm. Neue wirbellose Tiere 1861, p. 21, T. XX, F. 170.

Siphonostomum chilensis, Grube; Mitteilungen, Sep., p. 47.

Flabelligera chilensis, Ehlers: Die Polych. des magell. und chilenischen Strandes 1901, p. 179.

Der Körper ist von einer schleimigen Hülle umgeben. Die Segmentzahl beträgt 48. Der Körper ist rund, olivengrün. Die Kopfborsten sind mäßig lang und goldgelb. Fühler und Kiemen sind grasgrün. Fühler kolbenförmig. In den dorsalen wie ventralen Borstenbündeln sind zweierlei Borsten. Im dorsalen Parapodium stehen a) dünne, gerade Borsten, deren Ende feine Zähnchen

haben; b) hakenförmige, deren freier Teil breiter als der festsitzende ist; die Spitze trägt einen feinen Dorn. Im ventralen Parapodium stehen Borsten: a) kurze, haarförmige; b) lange, hakenförmige.

Fundort: Küste von Chile.

Flabelligera claparedii (S. Joseph).

Fl. clap. S. Joseph. Ann. des Sc. nat. hist., 8 S., T. V, p. 363, T. XXI, F. 176—179.

Der Körper ist vollständig von klarem Schleim eingehüllt. Die Segmentzahl beträgt 23—40. In dem vordersten Borstenbündel sind 23—25 Borsten, sonst stehen in den dorsalen sechs, in den ventralen zwei Borsten. Fl. clap. ähnelt sehr Fl. dipl., er unterscheidet sich jedoch von ihm durch die Ringelung der Borsten und die Form der Papillen. Fl. clap. hat drei verschiedene Papillen, kugelförmige, kugelförmige mit ausgezogener Spitze und kolbenförmige. Länge 29 mm.

Fundort: Remardy.

Flabelligera commensalis (Moore).

Fl. comm. Moore: Proc. of the Acad. of Nat. Sc. Philad. 1909, p. 286.

Zahl der Segmente 90. Haut durchscheinend. Die ventralen Papillen sind länger als die dorsalen. In den dorsalen Parapodien stehen mehrere, in den ventralen ein oder zwei Borsten. Letztere sind hakenförmig gebogen und besitzen eine braune Spitze. Unter den Haken besitzen sie ein einfaches Gelenk. Die Fühler sind zweimal so lang und vier- bis fünfmal so dick wie die Kiemenfäden.

Fundort: Monterry Bay.

B. Anatomischer Bau von Flabelligera (Siphonostoma) diplochaitus Otto.

I. Historisches.

Fl. dipl. war schon verschiedentlich Objekt zoologischer Forschung. Die letzte zusammenfassende Arbeit darüber stammt von Jourdan (54). Er gibt in dem Kapitel „Historique" einen kurzen Überblick und eine Kritik der Literatur über den Wurm. Es sei darum hier nur die besprochen, welche Jourdan nicht berücksichtigt hat oder die nach dem Erscheinen seiner Arbeit

das Thema behandelten. Der Name des Wurmes ist auf OTTO (81) zurückzuführen, der ihn während eines Aufenthaltes an der Adria kennen lernte und kurz beschrieb. Über den Namen sagt OTTO folgendes: „Nomen vero Siph. huic novo vermium generi tribuendum esse credidi cum ore et siphace simul instructum sit; nomen triviale auten diplochaitus propter binas utrimque setarum series.“ OTTO war jedoch nicht der erste, der Fl. dipl. kennen lernte. RENIER (86) erwähnte und bildete ihn ab 1807. Er nannte den Wurm Amphitrite viridis-purpurea. Aber erst 1847 kamen die Tafeln R.'s mit verbindendem Texte heraus, und darin wurde schon die Namengebung OTTOS respektiert. R. gibt nicht nur eine einfache Beschreibung der äußeren Form, sondern er geht auch auf die innere Anatomie des Tieres ein, ohne jedoch mit allen Organen ins reine zu kommen. Von Interesse aber ist, daß die seitlichen Drüsenschläuche als Speicheldrüsen gedeutet werden, eine Annahme, die später als hinfällig betrachtet wurde, aber in vorliegender Arbeit wieder aufgegriffen wird. Prächtig sind die Abbildungen, welche der Beschreibung beigegeben sind. Der hindurchschimmernde grüne Rückensinus und der rote Magen haben R. verleitet, ihn viridis purpurea zu nennen.

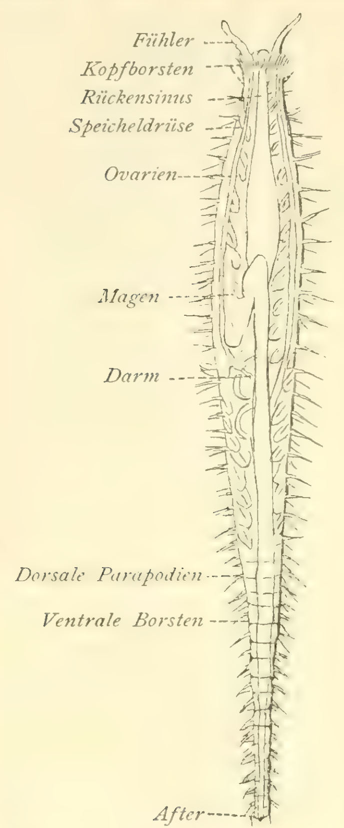
CUVIER (11) hat in der dritten Ausgabe des Règneanimal den Wurm erwähnt. Zwei Figuren sind beigefügt,

CLAPARÈDE (7) gibt in seinem Werke über die polychaeten Anneliden des Golfes von Neapel mehrere Arten an, ohne jedoch etwas Neues darüber zu bringen.

1887 erschien von JOURDAN: Étude anatomique sur le Siph. diplochaetos, Otto. Diese Arbeit machte ich zum Ausgangspunkt meiner Untersuchungen. JOURDAN geht einzelne Organsysteme histologisch durch. Seine Darstellungen gelten in einzelnen Teilen noch für vorliegende Arbeit. Es ist dort darauf verwiesen worden. Leider scheint JOURDAN kein vollständig ausgestrecktes Tier zur Verfügung gestanden zu haben, da er unter seinen zahlreichen Querschnitten keinen gezeichnet hat, der die verwickelten Verhältnisse am Kopfe erklärt. Seine Darstellung des Herzkörpers ist insofern unrichtig, als er annimmt, daß dessen Lumen mit dem Darme kommuniziere. An den Wandungen der Blutgefäße zeigt JOURDAN, daß sie aus unregelmäßig geformten, plattenförmigen Zellen zusammengesetzt sind. Vortrefflich sind auch verschiedene Abbildungen, die einzelne Teile des Darmsystems zeigen.

Durch Hesse (48) sind die Augen von Fl. diploch. bearbeitet worden.

Bless (5) konstatiert, daß sich der Herzkörper nicht in den Darm öffnet. Von den Nephridien berichtet er, daß sie nach außen münden. Unsere Anschauung darüber ist in dem betreffenden Kapitel gesagt worden.



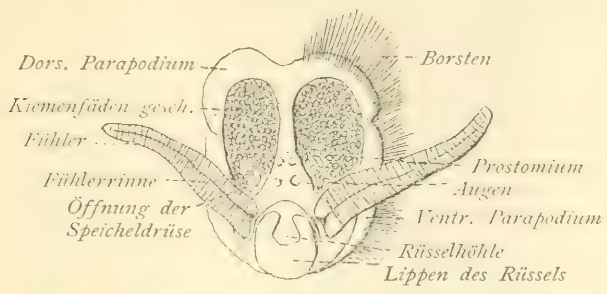
Textfig. 1. Flabelligera diplochaitus, dorsal. Ganzes Tier.

II. Äußere Körperform.

Beim Herausheben des Wurmes aus dem Schlamme scheint man ein durch und durch schleimiges Gebilde vor sich zu haben; erst bei näherem Zusehen lösen sich einzelne Teile heraus. Als kleine Höcker erscheinen die Parapodien, die Fühler sieht man, und durch die Schleimhülle schimmern die Gonaden. Der Körper hat vom Kopfe bis zum Schwanzende in der Schleimschicht gleichen Durchmesser. Bei einer Länge des Tieres von etwa 8—10 cm beträgt der Durchmesser $2^1/_2$ cm.

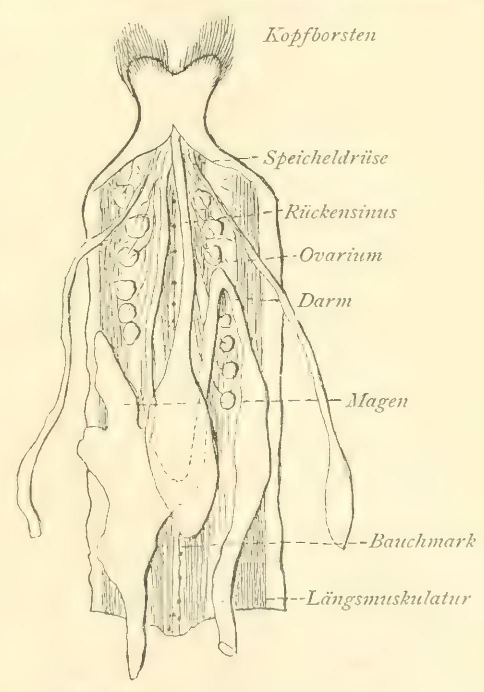
Ganz anders wird das Bild, wenn man Schlamm und Schleimhülle entfernt (Textfig. 1). Bei frischem Material verursacht dies große Mühe, bei konserviertem läßt sich durch einen medianen Schnitt die Schleimhülle teilen und auseinander klappen. Nach diesem Ablösen hat man eine typische Polychaetenform vor sich. Es lassen sich leicht Kopf, Thorax und Abdomen unterscheiden. Bei einem 10 cm langem Tiere kommen auf den Kopf 12 mm, auf den Thorax 6 cm und auf das Abdomen der Rest. Der Durchmesser dieser Teile beträgt am Kopf 5 mm, am Thorax 12 mm, im Abdomen geht er bis auf 4 mm zurück. Das Kopfende ist vollständig durch die Borsten verschlossen; es ragen nur die langen Fühler, die auf der ventralen Seite eine Furche haben, daraus hervor. Auf der Ventralseite des Kopfes kann man auch den Rüssel beobachten, der immer ausgestülpt ist,

wenn man vor der Konservierung das Tier betäubte. Durch die Leibeswand des Thorax schimmern auf der Dorsalseite der Rückensinus, auf den Flanken die Speicheldrüsen, auf der Unterseite



Textfig. 1a. Kopf von vorn gesehen.

der Darm und Magen und bei geschlechtsreifen Tieren die Genitalien hindurch. Das Bauchmark läßt sich von unteren Schlundganglien bis ins Abdomen verfolgen. Durch dessen Wand schimmert der Darm. Schon äußerlich ist die Segmentierung zu beobachten, am Schwanzende deutlicher als am Thorax. Bei dem 10 cm langem Tiere wurden 42 Segmente gezählt, kürzere Tiere haben weniger Segmente. Als Körperanhänge zeigen sich die Parapodien; jedes Segment hat ein Paar dorsale mit langen nadelförmigen Borsten und ein Paar ventrale mit hakenförmigen Borsten.

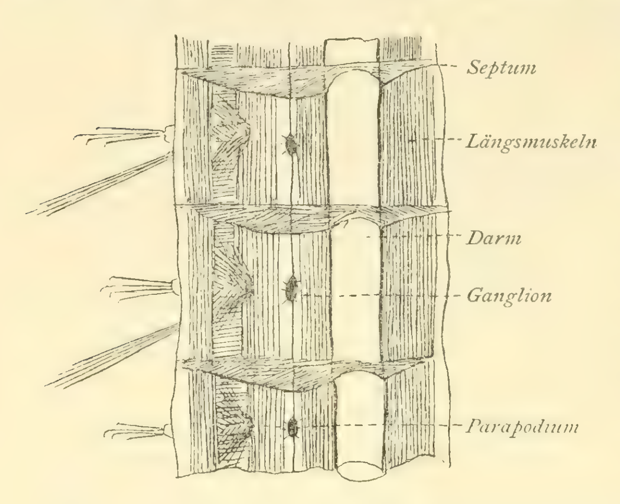


Textfig. 2. Anatomie des Thorax.

III. Anatomischer Bau des ganzen Körpers.

Um die Anatomie des Tieres kennen zu lernen, wird ein Schnitt an der dorsalen Seite vom Kopf bis zum Schwanzende geführt und dann die Leibeswand auseinandergeklappt (Textfig. 2, 2*a*). Auf

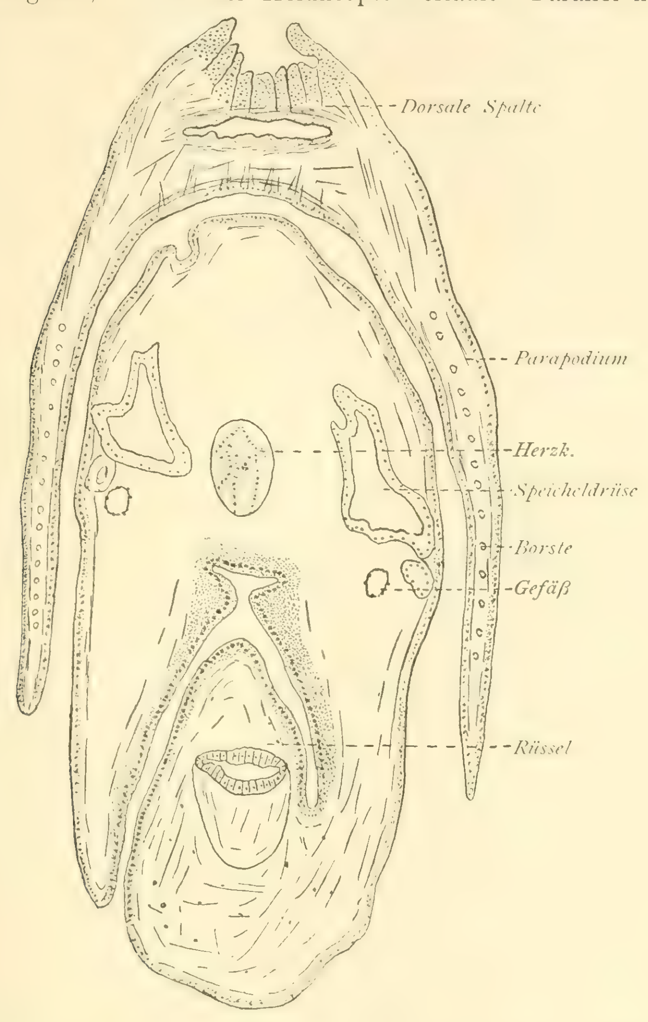
der Grenze vom 2. zum 3. Segment tritt das erste Septum auf. Es ist eins der stärksten und gewährt den Muskelzügen, die vom Rüssel kommen, Raum zum Inserieren. Durch dieses Septum wird der Kopf vom Thorax getrennt. Der vor diesem Septum liegende Raum wird durch die Kopfdecke begrenzt. An ihrem äußeren Ende geht sie in die Kiemenfäden über. Man



Textfig. 2 a. 3 Segmente aus dem Abdomen geöffnet. 5 mal vergr.

gewahrt an ihr drei große Ausstülpungen, zwei seitliche, die in die Fühler hineingehen und eine mittlere, die Kopfspitze oder das Prostomium. Letzteres trägt auf seinem vordersten Punkte die Augen, die als schwarze Flecke sichtbar sind (Textfig. 1 *a*) und enthält im Inneren die Gehirnganglien. Die ventrale Seite des Prostomiums teilt sich in zwei Lappen, um dorsal und seitlich die lateralen Lippen des Rüssels zu umgeben. Alle diese Organe werden eingeschlossen von den Kopfparapodien. Die ventralen sind ebenso wie die dorsalen flächenhaft ausgebreitet und bilden gleichsam einen Kragen, der die inneren Organe umgibt. Ihre Borsten bilden für die Augen, Fühler und Kiemenfäden einen wirksamen Schutz. An der ventralen Seite zieht sich der Kragen nach hinten zurück, um dem Rüssel Raum zur Schlammaufnahme zu geben. An der dorsalen Mittellinie ist zwischen den Parapodien ein gelappter Schlitz (Textfig. 3, 4, 5). Von den drei Lippen des Rüssels — einer ventralen und zwei seitlichen — fällt vor allem die ventrale als starke, wulstförmige Unterlippe auf. An der Kopfdecke münden über dem Rüssel zwei Schläuche aus, die weit ins Körperinnere hineinziehen. Es sind Speicheldrüsen. Erst gehen sie an den Flanken des Tieres entlang, später legen sie sich um den Darm und den Magen. Sie sind nirgends mit der Leibeswand verwachsen, sondern werden nur durch die anderen

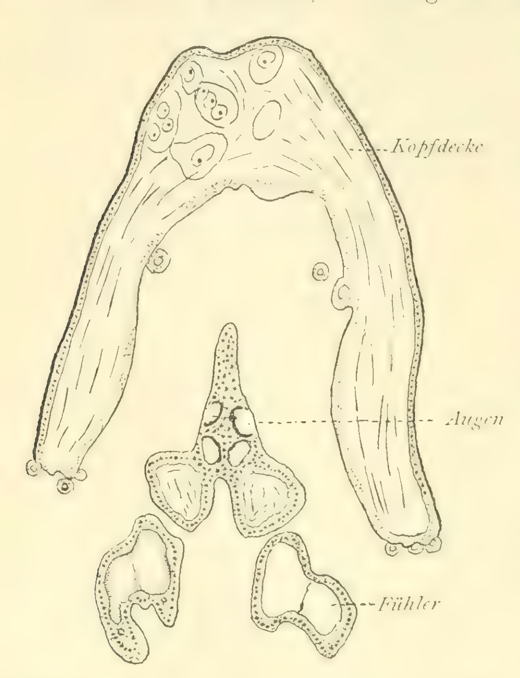
Organe in ihrer Lage erhalten. Sie enden blind. Bei dem 10 cm langen Tiere hatten sie eine Länge von 6 cm. Von dem Prostomium zieht ein gewaltiger Sinus nach hinten. Es ist das Rückengefäß, in dem der Herzkörper verläuft. Parallel mit ihm



Textfig. 3. Querschnitt durch den Kopf mit dorsalen Parapodien, Lippen, Herzkörper und Speicheldrüsen. Vergr. 15.

aber ventral geht als Fortsetzung des Rüssels der kurze Ösophagus und der sich daran schließende Darm. Sein Durchmesser wird nach hinten zu allmählich größer. Im letzten Drittel des Thorax mündet er in den Magen, der bei verschiedenen Tieren verschiedene Ausdehnung zeigte. Er hat mehrere Ausstülpungen.

Fast alle enden blind, aus einer derselben tritt der Darm heraus und beschreibt eine Windung nach vorn bis nahe an den Kopf. Dann wendet er sich nach hinten zurück. Auf diesem Verlaufe ist seine Wandung sehr dünn, so daß der Inhalt, der aus Schlamm und kleinen Steinchen besteht, hindurchschimmert. An der Grenze von Thorax und Abdomen, die übrigens nie scharf ausgebildet ist, wird seine Wand solider. Dort, wo der Darm in den Magen übergeht, greift der Rückensinus um ihn herum; hier hat er seinen größten Durchmesser. Bald dahinter ist er zu Ende. In den vorderen Segmenten liegen die Nephridien. Durch den Thorax verlaufen zahlreiche Blutgefäße, die von den Kiemen herkommen. An ihren Wänden sitzen die Chloragogenzellen. Hier entwickeln sich auch die Genitalien und zwar in jedem Segment ein Paar Ovarien oder ein Paar Hoden. Die Entstehung derselben geht so vor sich wie sie bei Sternaspis von VEJDOVSKY gezeigt wurde. Einen gesonderten Ausführgang besitzen die Genitalien nicht. Zur Zeit der Reife entsteht eine Öffnung in der Körperwand an der Stelle, wo sich der dorsale, gelappte Schlitz am Kopfe befindet. Drückt man geschlechtsreife Tiere auf die Körperwand, so treten die Genitalprodukte an jener Stelle heraus.



Textfig. 4. Querschnitt durch den Kopf mit dorsal-lateraler Kopfdecke, Fühler und Augen. Vergr. 15.

Durch das Abdomen zieht in gerader Richtung der Darm, der durch dorsale Mesenterien und ein ventrales Aufhängeband an der Leibeswand befestigt ist. Als kontinuierlichen Zug erblickt man auf der ventralen Mittellinie den Nervenstrang. Auf jedes Segment kommt ein Nervenknoten. Die sie verbindenden Konnek-

tive bestehen aus zwei Strängen. Von jedem Knoten gehen drei bis vier Spinalnerven an jeder Seite ab. An Muskulatur erblicken wir vier Längsstränge, die durch das Bauchmark, die ventralen Parapodien und eine dorsale Mittelrinne voneinander getrennt werden. Präpariert man die Längsmuskulatur hinweg, so sieht man die Ringmuskelschicht. Man kann sie verfolgen vom Kopf- bis zum Schwanzende.

Die Parapodien zeigen sich als kleine Höcker. Die dorsalen ragen mit ihrem basalen Ende meist nicht bis in die Leibeshöhle hinein. Sie erscheinen nur als Körperanhänge. Anders ist es bei den ventralen Parapodien. Ihre Muskelkegel erfüllen einen großen Teil der Leibeshöhle. — Der After liegt in der Mitte des letzten Segments. Die dorsalen Parapodien stehen hier nicht senkrecht zur Längsachse des Körpers, sondern sind nach hinten gerichtet. Ihre Borsten halten die Afteröffnung frei von Schlamm und Schleim.

Textfig. 5. Querschnitt durch den Kopf mit Kiemenfäden und Fühlern. Vergr. 15.

IV. Die einzelnen Organe.

1. Die Schleimhülle.

Sie bilden eins der wichtigsten Charakteristika unseres Wurmes. Wohl selten erreicht sie bei anderen Polychaeten eine solche Ausdehnung. Hält man einen lebenden Wurm in der

Hand, so glaubt man eine durch und durch gallertartige Masse vor sich zu haben. Sie umhüllt den ganzen Körper, ausgenommen die Respirationsorgane, Fühler, Mund und Afteröffnung. Schnitte zeigen, daß sie in beide letzteren Höhlen nicht eindringt. Die Parapodien umhüllt sie in ihrer ganzen Ausdehnung, selbst um die Borsten bildet sie dünne Scheiden, welche aber meist beim Konservieren zerstört werden. Die Schleimhülle hat fast überall gleiche Dicke. Sie ist das Produkt der zahlreichen Drüsenzellen der Epidermis, aus denen sie durch Poren der Cuticula in Form von Ballen ausgeschieden wird (Textfig. 6). Durch die fortwährende Sekretion würde aber die Schleimhülle ins Unendliche wachsen, die Bewegungsorgane ganz umwuchern und allmählich auch Kopf und Afteröffnung überdecken. Dies wird aber verhindert durch die Rauhigkeit des Mediums, auf dem der Wurm lebt, und durch Drehungen und Wendungen des Tieres. Hierdurch werden fortwährend äußerste Teilchen des Schleimes abgerissen; die Oberfläche zeigt daher viele kleine Fetzen. Dies ist wiederum nur möglich, weil durch das Seewasser die Konsistenz des Schleimes verändert wird. Die Schleimschicht liegt der darunter befindlichen Cuticula glatt an, durch deren mäanderartigen Verlauf sie in dem Wurmkörper gleichsam verankert ist. Es ist dem Tiere nicht möglich, sich aus der Schleimhülle zu lösen. Durch Reize verschiedenster Art und darauf folgende Sekretion wird die Schicht stärker. Zur Zeit, in welcher die Geschlechtszellen reifen und die Gonaden große Mengen von Nährstoffen brauchen, ist die Schleimhülle am schwächsten; wir haben hier also eine Art von Korrelation vor uns.



Textfig. 6. Epidermis mit austretendem Schleimballen, Schema eines Querschnittes.

Entfernt man die Schleimhülle außerhalb des Wassers teilweise vom Körper und bringt den Wurm zurück in sein Medium, so wird sie bald wieder erneuert. Der Schleim ist fadenziehend, wasserhell, stark lichtbrechend; an der Luft liegend, trocknet er schnell ein. Auf Schnitten reagiert er stark auf Teerfarbstoffe. Jod färbt ihn gelb; durch Schwefelsäure und Jod erhält er ein schwarzes, verbranntes Aussehen; es tritt keine auf Zellulose deutende Blaufärbung ein. Mit Osmiumsäure behandelt, zeigt

frischer Schleim schwarze Flecke in geringer Zahl; er enthält also geringe Spuren von Fett. Um den Wassergehalt der Schleimhülle zu bestimmen, wurde dieselbe von einer Anzahl Würmer abgezogen; um das anhaftende Seewasser daraus zu entfernen, filtriert dann noch mit Filterpapier getrocknet und gewogen. Nun wurde der Schleim langsam eingekocht. Die erhaltene Trockensubstanz zeigt ein graues Aussehen. Die Wägung ergab 94% Wassergehalt der Hülle. Sie wird durch Jod gebräunt, konzentrierte Schwefelsäure löst sie zum Teil unter Schäumen. Im Wasser gelöst, reagiert die Lösung schwach sauer. Kalihydrat greift die trockene Masse nur sehr langsam an. Um den Rückstand auf Eiweiß zu prüfen, wurden zwei Farbenreaktionen vorgenommen. Die Mischung von zwei Teilen Eisessig und einem Teil konzentrierter Schwefelsäure rief eine violette Färbung der Proteinstoffe hervor (ADAMKIEVICZ' Verfahren). Mit einigen Tropfen Salpetersäure versetzt, erhitzt, färbten sich die Proteinstoffe gelb und auf nachherigem Ammoniakzusatz orangerot (Xanthoproteinreaktion). Bei starker Erhitzung des Rückstandes schwärzte er sich, dies deutet auf Gehalt von anorganischen Substanzen.

Aus diesen Versuchen folgt, daß der Schleim zum größten Teil aus Wasser, zum geringeren aus Eiweiß, Fetten und anorganischer Substanz besteht.

Die Funktion der Schleimhülle scheint eine doppelte zu sein. Sie bildet erstens einen Schutz gegen andere Tiere. Erfahrungstatsache ist ja, daß von dickem Schleim umgebene Tiere von anderen als Nahrung meist verschmäht werden. In Aquarien, in denen ich eine Biocönose der Tiere der Schlammgründe der Adria zusammenstellte, erfuhr diese Annahme ihre Bestätigung, da die Echinodermen, Squillen, Grundfische den Wurm verschmähten. Zudem kann Fl. dipl., dessen Schleimhülle über und über mit Schlamm bedeckt ist, kaum von einem Schlammklumpen unterschieden werden. — Zweitens erleichtert diese Hülle dem Tiere die Fortbewegung. Seine Oberfläche wird dadurch glatt. Die Parapodien bewegen sich nicht im umgebenden Medium, sondern in einer Differenzierung der Körperoberfläche, während in das Medium nur die Borsten ragen, die gegen Zerstörung durch Schlamm und Sand auch noch von Schleimscheiden umgeben sind. Daß die Hülle unseres Tieres mit der Respiration in Verbindung zu bringen wäre, erscheint nicht glaubhaft, da bei anderen stark sezernierenden unter noch ungünstigeren Atembedingungen lebenden Tieren (Balanoglossus, Tricelia u. a.) bei

Reizung Leuchten eintritt, welches wohl auf stärkere Oxydation deutet. Bei mechanischer Reizung unseres Tieres, chemischer durch Formol, elektrischer durch den Induktionsstrom trat kein Leuchten ein.

Über das chemische Verhalten und Funktion der Schleimhüllen bei Anneliden ist in der Literatur so wenig wie nichts zu finden. Eisig erwähnt von Capitella, daß der Wurm imstande ist auf Reize so viel Schleim zu sezernieren, daß er wie von einer Hülle umgeben ist. Der Schleim stellt jedoch keine homogene Masse dar, sondern er enthält viele Stäbchen, die mit dem Schleim aus den Drüsen ausgestoßen werden und normalerweise zum Aufbau der Cuticula dienen sollen. Während des Aufenthalts an der Adria studierte ich vergleichshalber die Schleimhülle von Eulalia und Mixicola. Bei ersterem Anneliden gleicht der Schleim in vielen Beziehungen dem von Fl. Durch Reizung des Tieres vergrößerte sich die Schleimhülle. Es ist Eulalia ebensowenig wie Fl. möglich, sich aus der Hülle zu lösen. Bei Mixicola ist der Schleim derber, nicht fadenziehend. Das Tier kann sich daraus lösen. Die Schleimhülle gleicht mehr einer Röhre. Die Trockensubstanz beträgt etwa so viel wie die des Schleimes von Fl. dipl.

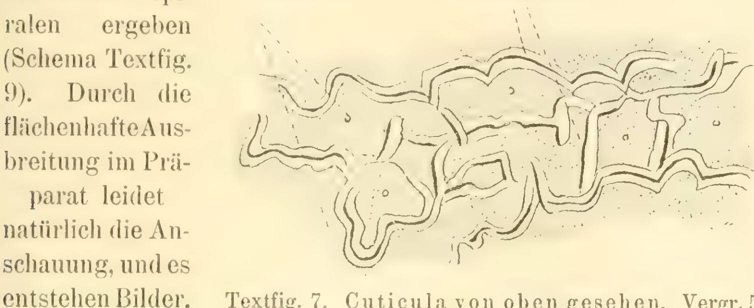
2. Die Cuticula.

Zur Untersuchung gelangte frisches Material in Seewasser und verschieden fixiertes auf Quer-, Längs- und Flächenschnitten. Durch 10%ige Müllersche Flüssigkeit wurde die Cuticula von der Epidermis getrennt.

Im frischen Zustande erscheint die Cuticula homogen, wasserhell. Ihre Dicke beträgt am Kopfe 4—5 μ, Thorax 7—8 μ, Abdomen 4—5 μ. Am Mund, After und den Parapodien schlägt sie sich nach innen ein, um diese Höhlen ein Stück auszukleiden. Bei Oberflächenbetrachtung zeigt sie ein sehr charakteristisches Aussehen, ähnlich wie bei Sternaspis, den Capitelliden u. a. Claparède (7) vergleicht die Erscheinung mit einem Mosaik oder einem hexagonalen Pflaster; andere Forscher vergleichen sie mit einem Netzwerk. Der Grund hierfür ist der, daß entweder die Furchen oder die erhabenen Teile der Cuticula ins Auge gefaßt wurden (Textfig. 7). Auf Quer- und Längsschnitten (Textfig. 8) finden sich die Furchen und Erhebungen wieder. Der Verlauf der Cuticula erscheint hier mäanderartig. Bei längerer Betrachtung der Cuticula am lebenden Tiere zeigen sich in der Anordnung

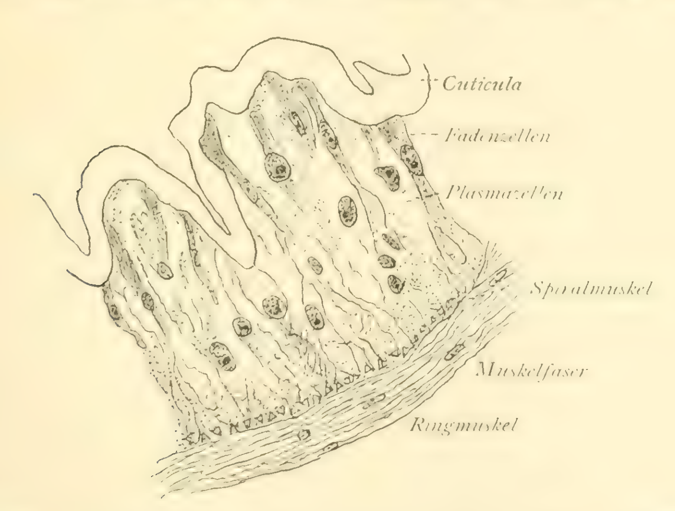
der erhöhten Partien, welche hier als Cuticulafelder bezeichnet werden sollen, bestimmte Gesetzmäßigkeiten.

Die nebeneinander liegenden Felder bilden nämlich nicht Ringe, die den Wurmkörper umgeben, sondern sie sind alternierend gelagert, so daß sich Spiralen ergeben (Schema Textfig. 9). Durch die flächenhafte Ausbreitung im Präparat leidet natürlich die Anschauung, und es entstehen Bilder, wie sie Textfig. 7 zeigt. Einmal auf den spiraligen Verlauf der Cuticula aufmerksam geworden, betrachtete ich von diesem Gesichtspunkte aus Quer-, Schräg- und Längsschnitte. Dabei ergaben sich nun Furchen und Felder im Wechsel, wie sie die Linien auf Textfig. 9 darstellen.



Textfig. 7. Cuticula von oben gesehen. Vergr. 540.

Bei der Frage nach dem Grunde der spiraligen Anordnung verfiel ich auf das Drehungsgesetz, dem das Wachstum

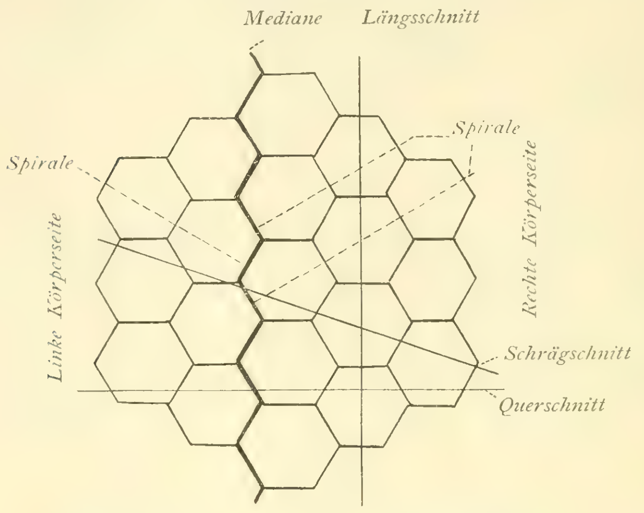


Textfig. 8. Cuticula und Hipodermis im Querschnitt. Vergr. 540.

der Organismen unterliegt. Fischer (28, 29) formuliert es: „Achsendrehung ist eine Funktion der lebenden Zelle. Das

Wachstum der Organismen findet unter beständiger spiraliger Achsendrehung statt." Die Literatur dieses Problems ist außerordentlich gering, und speziell der Wurmtypus ist bis auf einige Notizen ganz außerhalb dieser Betrachtungsweise gelassen. Inwieweit ich andere Organe von Fl. dipl. von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet habe, ist in den betreffenden Abschnitten gesagt worden.

Beim Studium der Literatur der Cuticula anderer Würmer fand ich fast überall, daß sie aus Fibrillen zusammengesetzt ist,



Textfig. 9. Spiralige Felderung der Cuticula.

die in einer Kittsubstanz liegen. Bei Betrachtung des frischen Objektes, bei Mazerationen von der Epidermis, auf Quer- und Längsschnitten war es nie möglich, eine Faserung zu erkennen. Endlich ließ sich auf Flächenschnitten von in Osmiumsäure fixiertem und mit Eisenhämatoxylin nach H. gefärbtem Material bei Betrachtung mit Immersionen eine Zusammensetzung der Cuticula aus einzelnen Fibrillen erkennen. Deren Dicke ist außerordentlich gering. Ihre Länge konnte nicht ermittelt werden, da es unmöglich war, einzelne Fasern zu isolieren. Sie verlaufen in zwei Systemen, die rechtwinklig in der Fläche parallel zur Körperperipherie zueinander liegen. Die Fasern sind homogen und elastisch. Auf Schrägschnitten durch ebenso fixiertes und gefärbtes Material sieht man im Querschnitte die Fasern und beobachtet, daß sie in mehreren Schichten liegen. Die Anzahl derselben zu bestimmen war nicht möglich. Ob sie an Wachstums-

perioden gebunden sind oder durch die Temperatur des Mediums beeinflußt werden, erscheint problematisch.

Durchbrechungen erfährt die Cuticula durch die Ausmündungsstellen der Hautdrüsen. Diese scheinen nicht gleichmäßig dicke Röhren zu bilden, sondern sie sind abgestumpft kegelförmig. Die weitere Öffnung ist der Epidermis zugekehrt. Ihr Durchmesser beträgt 2—3 μ. Sie sind über die ganze Oberfläche zerstreut. Ihr Abstand ist verschieden, je nach der Körperregion und der darin befindlichen Menge der Drüsenzellen. Zahlreichen Farbstoffen gegenüber verhält sich die Cuticula indifferent. Anilinfarben tingieren sie sehr lebhaft.

Über die Bedeutungen des furchartigen Verlaufes der Cuticula lassen sich folgende Schlüsse ziehen: 1. Die Furchen dienen der Schleimschicht zur Verankerung; denn es ist in den Furchen immer Schleim anzutreffen und an ihrem Grunde münden stets Drüsenzellen aus. 2. Man kann die Cuticula mit den Zügen einer Harmonika vergleichen, daraus ergibt sich, daß Drehungen und sonstige Bewegungen des Körpers eher möglich sind und leichter ausgeführt werden können, als wenn die Cuticula den Körper glatt bedeckte. Das Schwanzende, das besonders der Bewegung dient, zeigt stärkere Furchung als der übrige Körper. Bei geschlechtsreifen Individuen, deren Leib ganz prall mit Genitalprodukten erfüllt ist, die einen starken Druck auf die Körperwand ausüben, zeigt sich auf Schnitten, daß wenig oder gar keine Furchen vorhanden sind; die Oberfläche erscheint fast glatt. Die Ausdehnung der Körperwand wird aber dadurch erleichtert, daß die Cuticula nachgeben kann, indem sie sich glättet. Entfernt man durch einen Schnitt die Geschlechtsstoffe, so tritt die Furchung wieder ein. Wie ich mir die Genese der Cuticula denke, ist bei der Funktion der Epidermis gesagt.

Die Schichtung der Cuticula ist, wie schon weiter oben mitgeteilt wurde, bei einer Reihe anderer Anneliden gefunden worden. Ihre Fibrillen haben bei manchen Würmern solche Dimensionen, daß sie nicht leicht übersehen werden können. Schon Ehlers (17) kam zu dem Resultat, daß die Chitincuticula aus Schichten zusammengesetzt ist, die feine Linien zeigen. Leydig (65) fand die Schichtung bei Phreoryctes, nach Claparède (7) werden die irisierenden Eigenschaften der Cuticula des Regenwurmes durch ihr Streifensystem hervorgebracht. Vejdovsky (103) fand die Streifung bei Sternaspis, Meyer (74) bei Polyophthalmus, Schneider bei Polygorius, Voigt bei Branchiobtella, Eisig (24) bei den

Capitelliden, Aphroditeen. Trotzdem bei einigen der genannten Tiere auch die Felderung der Cuticula gesehen wurde, ist doch noch nirgends auf deren Anordnung und Bedeutung hingewiesen worden. Von Interesse dürfte es sein, einmal nachzuspüren, ob die Zusammensetzung der Cuticula aus einzelnen Fibrillen allen Anneliden zukommt und ob mit der Bildung der Cuticula auch stets deren Anordnung in Felder stattfindet.

3. Die Epidermis.

Zur Untersuchung kam frisches und konserviertes Material, letzteres in Form von Mazerationspräparaten, Längs-, Quer- und Flächenschnitten. Betrachtet man frisches Material nach Entfernung der Schleimschicht, so hat man vor sich ein System heller Flecke, die durch dunkle Felder, die untereinander in Verbindung stehen, getrennt sind. Bei tieferer Stellung des Tubus erblickt man die Muskularis, bei höherer Stellung die Cuticula. Uns interessiert hier nur die Schicht, die zwischen Cuticula und Muskularis liegt. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen, ebensowenig Zellkerne.

Bei Fixierung und Färbung des Präparates ergibt sich folgendes: Die hellen Flecke färben sich schwach oder stark je nach der angewendeten Methode (s. u.), oft erscheinen sie ganz leer, oft mit körnigem Inhalte. Die sie begrenzenden Felder zeigen Kerne verschiedener Form, meist rund und oval. In ihnen kann man meist einen stärker gefärbten Körper wahrnehmen. Die übrige Substanz erscheint teils feinkörnig, teils faserig. Die Fasern sind untereinander verwachsen, so daß sie den Eindruck eines festen Gerüstes erwecken. Nur selten erblickt man in den hellen Flecken Kerne mit Kernkörperchen. Ähnliche Verhältnisse, nur noch feiner, zeigen Flächenschnitte.

Ein Studium von Längs- und Querschnitten ergibt folgendes: Die oben genannten dunklen Felder sind Zellen, die von der Muskularis nach der Cuticula zu streben; sie mögen nach dem Vorbilde Eisigs Fadenzellen genannt werden. Die oben erwähnten hellen Flecke dazwischen sind Schleim-, Drüsen- oder Plasmazellen. Durch Mazerieren in Müllerscher Flüssigkeit gelingt es, diese Epidermiselemente voneinander zu lösen. Die Hautfadenzellen sind in ihrer Größe durch den Abstand von Cuticula und Muskularis bedingt. Da derselbe nach dem jeweiligen Durchmesser des Tieres und der Jahreszeit — ob geschlechtsreif oder nicht — verschieden ist, wechselt auch die Größe der

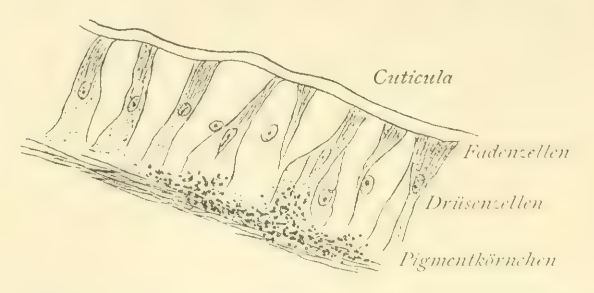
Fadenzellen. Am Kopfe und Abdomen ist der Durchmesser am geringsten. Zur Zeit der Geschlechtsreife üben die Genitalprodukte einen Druck auf die Körperwandung, dadurch wird dieselbe dünner. Bei nicht geschlechtsreifen Tieren ist der Durchmesser im Thorax am größten und darum haben dort und eben zu jener Zeit die Fadenzellen die größte Höhe (Textfig. 8).

Wechselnd sind auch Form und Struktur der Fadenzellen. Sie erscheinen bald als einfache Streben basal und distal gleich stark, bald löst sich das distale Ende in eine Reihe feiner Fäden auf, die sich mit jenen der Nachbarzellen vereinigen; basal laufen sie dann stets in einen Faden aus; ebenso beobachtet man umgekehrte Formen, aber auch dann löst sich stets das spitze distale Ende in Fasern auf. Oft gewahrt man Zellen, die gewöhnlichen Epithelzellen ähneln. Palisadenförmige Zellen kommen meist im Thorax vor und sind besonders gut bei Tieren zu sehen, die keine Genitalprodukte enthalten. In den Fadenzellen liegt der Kern meist in der Mitte der Höhe. Er läßt sich eigentlich stets, wenn nicht die Schnitte ungünstig getroffen sind oder Fixierung und Färbung mangelhaft sind gut wahrnehmen. Der Querschnitt erscheint meist rund oder oval. In Palisadenzellen ist der Kern langgestreckt, ovalförmig, etwa zwei bis dreimal so lang wie breit. In Zellen mit einem verjüngten Ende laufen die Kerne nach diesem spitz zu; er setzt sich gleichsam in einen Faden fort. Eisig, der diese Form schon bei den Capitelliden fand, nennt solche Kerne geschwänzt. Ihre Länge bis zum Ende des Fadens, der sich oft bis in die Basis der Zelle verfolgen läßt, ist natürlich viel bedeutender als die Breite.

Welche Bedeutung die Fadenzellen für die Bildung der Cuticula haben, siehe im folgenden Abschnitt.

Die Plasmazellen sind hinsichtlich ihrer Größe durch die gleichen Umstände bedingt wie die Fadenzellen. Ihre Form ist die denkbar verschiedenste. Man kann zylindrische, konische, eiförmige, kugelige, flaschenförmige erblicken von wechselndem Durchmesser. Typisch ist jedoch die Flaschenform, die durch ihre Funktion und den Druck der Nachbarzellen hervorgerufen wird. So verschieden wie die Form der Zellen ist, so gleichmäßig ist ihre Struktur. Ausnahmslos fehlt ihnen die Zellwand. Diese wird vertreten durch die benachbarten Fadenzellen, die aneinander gelegt sind und deren Fäden miteinander verschmelzen, so daß ein wabenförmiges Substrat entsteht, dessen Hohlräume eben die Plasmazellen einnehmen. Das Innere derselben ist ein helles,

leicht vergängliches, tingierbares Plasma. Oft sind die von diesen Zellen eingenommenen Räume hohl, was darauf deutet, daß der sie erfüllende Inhalt ausgestoßen wurde. Bei längerem Suchen findet man auch Kerne in den Zellen. Man kann sie stets leicht von denen der Fadenzellen unterscheiden. Meist liegen sie am Rande oder an der Basis. Sie sind rund, größer als die der Fadenzellen und schwer tingierbar. Oft trifft man sie in mehreren Zellen an, deren Inhalt beim Fixieren ausgestoßen wurde (Textfig. 8, 10).



Textfig. 10. Epidermis im schematischen Querschnitt mit Pigmentkörnchen.

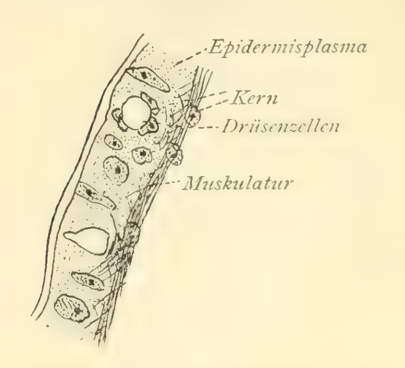
Diese Zellen sind die Entstehungsherde der Schleimschicht. Sie sind also als Drüsenzellen aufzufassen. Nach außen münden sie durch Poren der Cuticula. Günstige Augenblicke zeigen an frischem Material das Austreten in Form kleiner Ballen, wie es Textfig. 6 schematisch dargestellt ist. Diese quellen im umgebenden Medium auf und verfließen miteinander. Ein anderer Grund für die Annahme dieser Zellen als Drüsenzellen ist der, daß man in ihnen auch Plasma finden kann, welches seine Umwandlung in Sekretkörnchen erleidet. Die Zellen werden von homogenen Fäden durchzogen, die nach der Entleerung an günstigen Präparaten zu sehen sind. Je nach der Entwicklung der Körnchen ist die Färbung derselben mit distinkten Methoden eine verschiedene, Reife Körnchen werden stark tingiert. Bei Biondischer Dreifachfärbung zeigen sie dasselbe Grün wie die den Körper umgebende Schleimhülle. Gelegentlich zeigt eine Zelle vom basalen nach dem distalen Ende zu verschiedene Entwicklungsstadien. Durch Kontraktion des Gerüstes werden die Körnchen, wie schon oben beemrkt, in verquellendem, nicht verquollenem Zustande ausgestoßen.

Da am basalen Ende der Zellen stets Muskelfasern enden, diese wiederum mit Nervenfibrillen zusammenhängen, so ist sicher anzunehmen, daß beim Ausstoßen der Sekretkörnchen nervöse Reize mitspielen. Wurden Tiere anderen Bedingungen als den gewöhnlichen ausgesetzt, z. B. aus dem Wasser genommen, in schwache Formollösung gebracht, mit einem Stabe gereizt, so

erschien stets die Schleimschicht dicker. Bei konserviertem Material trifft man das Sekret in den Zellen oft verquollen. Wahrscheinlich ist hier das Reagens Verquellungsursache. Daß beim Fixieren die Kontraktion der Zellen eine sehr heftige ist, zeigt, daß in die Schleimschicht unreife Sekretportionen ausgestoßen werden, die sich von dem umliegenden Substrat durch andere Färbung abheben. Sie liegen meist der Cuticula nahe. Die Drüsenzellen scheinen in einmaliger Schleimabsonderung aufzugehen. Es gelang nicht am basalen Ende geleerter Zellen Sekretkörner zu finden, die sich durch Teilung vermehren und allmählich das Zelllumen wieder füllen. Desto häufiger fand ich zwischen Epidermis und Muskulatur — subepidermal — nachwachsende, sogenannte Ersatzzellen. Dieser Fund läßt mich Eisigs (24) Meinung zu der meinigen machen: „Diese Zellen sind demnach Drüsenzellen, welchen zwar insofern eine Individualität zukommt, als, abgesehen von den kleinen in der Hautbasis liegenden Reservezellen, meistens eine jede einen Zellkern und eine distingte Ausfuhröffnung besitzt, welche aber doch darin sich von den sogenannten einzelligen Drüsen unterscheiden, daß sie wahrscheinlich nicht wie jene imstande sind längere Zeit hindurch zu funktionieren, resp. sich aus sich heraus wieder zu erneuern, sondern umgekehrt in der Schleimabsonderung aufgehen, um durch jüngere Zellen ersetzt zu werden. Als Drüsenindividuum haben wir demnach die Gesamthaut zu betrachten, in welcher die Fadenzellen das Stroma, die Plasmazellen die Pulpa und die Cuticula den polystomen Ausfuhrgang repräsentiert."

Von der Haut des stets nachwachsenden Schwanzes der Kapitelliden berichtet Eisig, daß sie sich wesentlich unterscheidet von der der übrigen Körperteile. Bei Fl. dipl. ist eine Verschiedenheit des normalen Schwanzendes von dem des Thorax nicht zu beobachten. Eine Änderung tritt jedoch ein, wenn man einige Schwanzsegmente abschneidet und dann das regenerierte Ende auf Schnitten untersucht. Da findet sich, daß diese Epidermis eine nur dünne Schicht darstellt von einer kontinuierlichen Zellsubstanz gebildet. Am äußersten Ende, dem jüngst regenerierten (Textfig. 11) ist eine Differenzierung in Drüsen- und Fadenzellen überhaupt nicht nachweisbar, Zellgrenzen findet man nicht. Die Kerne sind sehr groß, ihre Lage scheint den späteren Zellen gemäß zu entsprechen. Hin und wieder erblickt man auch Kerne, deren basales Ende zugespitzt ist. Beobachtet man Schnitte durch ältere regenerierte Teile des Schwanzes, so ist die Epidermis

ähnlich der eben geschilderten, aber es tritt nun eine schwache Differenzierung hervor. Besonders kann man die Fibrillen erkennen, welche die Fadenzellen aufbauen. Einige Plasmazellen sind schon geleert. Dafür spricht auch die Schleimschicht, welche das Körperende umgibt. Je älter regenerierte Teile man auf Schnitten betrachtet, desto mehr ähnelt die Epidermis der normalen.

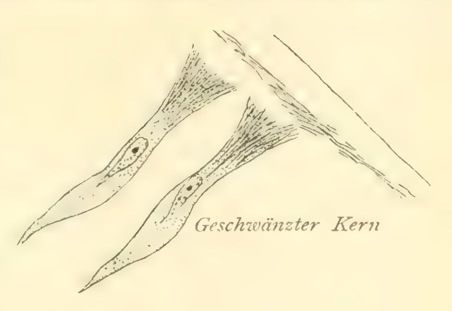


Textfig. 11. Epidermis vom regenerierten Schwanzende. Vergr. 540.

Von Interesse ist eine Beobachtung der Epidermis eines geschlechtsreifen Wurmes in der Thorakalregion. Wie oben schon gesagt wurde, ist dort die Dicke sehr gering. Sie zeigt auch einen sehr unregelmäßigen Aufbau. Als Erklärung dafür denke ich mir den Druck, welcher vom Innern des Körpers her an die Wandung ausgeübt wird. Die Cuticula, welche sonst hier wie überall in Falten liegt, ist in jener Zeit straff gespannt. Die Epidermiszellen müssen nun eine größere Fläche einnehmen und erscheinen darum unregelmäßig gedehnt und gezerrt, so daß es oft schwierig ist, die einzelnen Zellformen zu erkennen. Eine Bildung von Kugelzellen, wie sie Eisig beschreibt, konnte ich nirgends finden. Eine Abweichung der gewöhnlichen Struktur zeigt auch der innere Kopflappen insofern, als sich seine Epidermis als kontinuierliche Schicht mit großen Kernen darstellt. Zellgrenzen findet man ebenso wenig wie eine Differenzierung in Faden- und Drüsenzellen. Diese Erscheinung findet ihre Begründung darin, daß der innere Kopflappen vom äußeren und durch feine Borsten geschützt ist und eine Schleimabsonderung hier die Tätigkeit der dazwischen liegenden Organe wie Fühler, Rüssel, Kiemenfäden u. a. stören würde.

Untersuchungen über die Bedeutung der geschilderten Zellelemente führen zu folgendem Ergebnis. Die Fadenzellen geben der Epidermis den nötigen Halt, einmal durch die Verschmelzung ihrer basalen Enden mit der Muskularis sowie durch die innige Vereinigung ihrer distalen Enden mit der Cuticula. Sie bilden aber auch das Substrat, aus dem sich die Cuticula aufbaut. In dieser Ansicht liegt ein Gegensatz zu der von Eisig, nach der die Drüsenzellen als der Mutterboden der Cuticula zu

betrachten sind. Die distalen Enden der Fadenzellen bilden überall unter der Cuticula einen dichten Filz, durch den auch die Poren der Drüsenzellen führen. Textfig. 12 zeigt eine abgehobene Cuticula von der Epidermis. So wie sie von innen immer neu gebaut wird, so erleidet sie außen eine Zerstörung. Zahlreiche Präparate zeigen dort die Cuticula nicht glatt, sondern zerschlissen in kleinste Fetzen — ähnlich dem Vorgange der Schuppenbildung auf der menschlichen Haut. Da in der Cuticula Fl. dipl. Fibrillen fehlen, welche wie z. B. beim Regenwurm senkrecht zur Körperoberfläche verlaufen, so gewinnt die Annahme, daß die Fibrillen der Fadenzellen über die Epidermis hinwegwachsend die Cuticula bildend, an Wahrscheinlichkeit. Beteiligt an der Verkettung der Fibrillen sind Produkte der Drüsenzellen; nimmt doch bei distingten Färbungen die Cuticula immer einen Schein der Färbung des Schleimes an. Häutungen, welche eine schnelle Entstehung der Cuticula zur Folge haben müßten, kommen bei Fl. dipl. nicht vor.



Textfig. 12. Fadenzellen von der Cuticula gelöst. Vergr. 390.

Als Hauptfunktion der Drüsenzellen bleibt die Erzeugung des Schleimes. Es sind darin weder im frischen noch im konservierten Zustande Stäbchen gefunden worden, die auch zur Bildung der Cuticula beitragen könnten. Wie oben dargetan wurde, tritt das Sekret aber nur in Form von Körnchen auf, die untereinander und mit der schon vorhandenen Schleimhülle verquellen.

Wir haben hier also den Fall vor uns, daß beiden Zellarten der Epidermis verschiedene Funktionen zukommen, die sie gemäß ihrer Struktur leisten können.

Für die Entwicklung der Epidermis ergeben sich folgende Beobachtungen und Deduktionen: An der basalen Fläche lagert eine feine Protoplamaschicht ähnlich der Zellsubstanz im regenerierten Schwanzende. Eine Differenzierung in beide Zellarten läßt sich noch nicht nachweisen. Die Disposition zur Bildung der verschiedenen Epidermiselemente muß jedoch dem Plasma innewohnen. Arbeitsherde sind die Kerne, welche das Plasma entweder in Fäden zerlegen oder in Sekretkugeln umbilden.

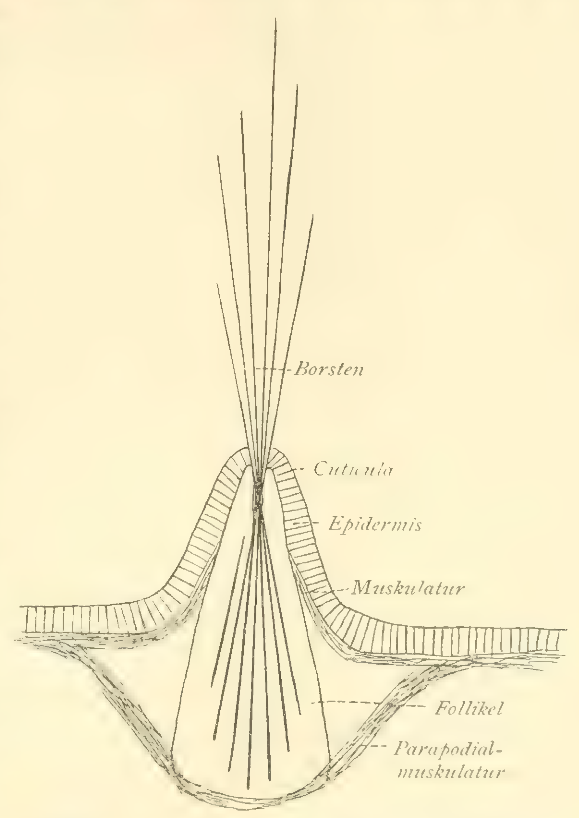
Die genaue Kenntnis der Epidermisstruktur geht auf die letzten Jahrzehnte zurück. Nach EHLERS (17) bildet sie nicht eine Schicht von selbständigen Zellen, sondern nur eine dünne Lage feinkörniger Masse, walche man als Erzeugerin der Chitindecken ansehen kann; vereinzelt kommen Zellen darin vor, oder sie sind zu kleinen Gruppen vereinigt. Selbst Claparède (37) bringt trotz seines reichen frischen Materials nur eine unbestimmte Schilderung der Epidermis, trotzdem schon LEYDIG (65) vor ihm den zelligen Aufbau der Annelidenepiderms ahnte. EISIG schildert die Epidermisstruktur bei den Capitelliden. JOURDAN zeichnet die Epidermis von Fl. dipl. noch als eine Plasmaschicht, in der vereinzelte Kerne liegen. Bei den meisten Anneliden, in deren Epidermis die oben geschilderten Elemente vorhanden sind, bleibt jedoch die Frage offen, ob man jederzeit und überall bei ihnen diesem Gewebetypus begegnet. Zeigt doch Fl., wie viel Modifikationen in der Epidermis vorkommen, je nach ihrer Lage und Entwicklung des Tieres. Das den Zellelementen der Epidermis bei Fl. dipl. zum Teil andere Funktionen zugeschrieben werden, als denen bei anderen Anneliden, liegt an der dem Tiere speziellen Schleimhülle und daran, daß in den Drüsen nie Stäbchen gefunden wurden, die sonst für gewöhnlich das Material zum Bau der Cuticula abgeben.

4. Die Parapodien.

Sie finden sich längs des ganzen Wurmkörpers. In jedem Segment liegen zwei dorsal relativ weit, ventral weniger weit voneinander getrennte Paare. Wir haben also eine distiche Anordnung der Parapodien vor uns. Im Gegensatz zu den Parapodien anderer Chaetopoden sind sie bei Fl. Dipl. einfach. Gleich an dieser Stelle sei erwähnt, daß Ein- und Ausstülpungen der Parapodien nicht stattfinden. Die Parapodien haben die Form zweier mit ihren Grundflächen aufeinanderliegenden abgestumpften Pyramiden, deren eine Spitze oft weit in das Körperinnere, die andere stummelförmig nach außen ragt (Textfig. 13, Schema).

Die Bestandteile eines Parapodiums von Fl. Dipl. sind folgende: 1. Die Borsten- oder Parapoddrüse, eine reine Ektodermbildung, die in die Leibeshöhle ragt und allein für die Erzeugung der Borsten in Betracht kommt; 2. der nach außen ragende, die Extremität repräsentierende Fußstummel — eine Ausstülpung des Hautmuskelschlauches; 3. die auf diesen Fußstummel gepflanzten Zirren-Sinnesorgane.

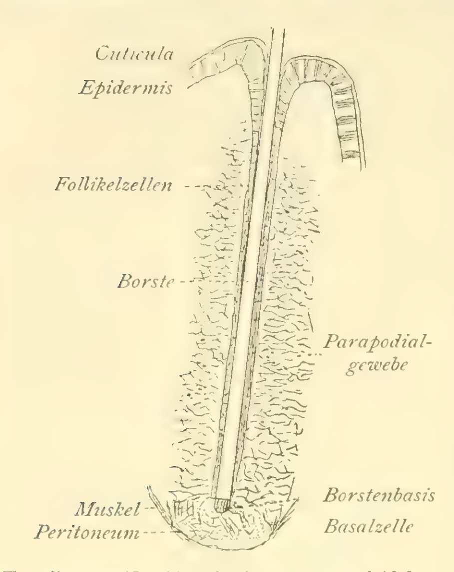
Da in jeder Parapoddrüse zahlreiche Borsten zur Entwicklung gelangen, jede Borste von bestimmtem Zellgewebe — Borstenfollikel — umgeben wird, so möge hier, um eine Klarheit im Bau der Parapoddrüse zu erzielen, das Gewebe dreier in verschiedenem Entwicklungszutsande befindlichen Borsten beschrieben werden.



Textfig. 13. Schema eines Querschnittes durch ein Parapodium.

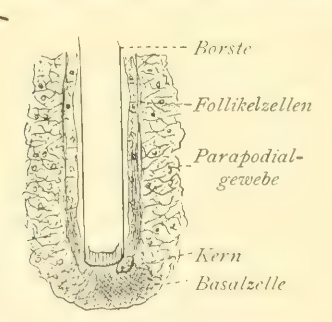
1. Der Borstenfollikel einer vollständig ausgebildeten Borste: An seiner äußeren Öffnung, dem Follikelmund, sieht man Cuticula und Epidermis nach innen umschlagen. Die Cuticula läßt sich noch ein Stück ins Innere des Follikels hinein verfolgen. Später geht sie in ein feines Häutchen über, welches die Borste vom Zellgewebe trennt. In Präparaten, in denen durch die Fixierung durch Schneiden oder sonst anderer Umstände die Borste von der Wand getrennt ist, sieht man dieses feine Häutchen, das gegen Färbemittel sehr unempfindlich ist, die Wand bedecken. Mit der Epidermis geht bald nach dem Umschlagen eine völlige Veränderung vor sich. Man erkennt keinen Wechsel mehr von Drüsen- und Fadenzellen. Die Zellen verändern ihre Form, sie nehmen an Höhe ab, werden kugelig, auch erscheinen sie oft ganz platt. Ein Zellkern ist fast stets vorhanden. Die meisten benachbarten Parapodzellen entbehren des Plasmas. Im Follikelgrund ist nur eine feine Faserung, in der die Borste ihr basales Ende hat (Textfig. 14).

2. Der Follikel einer in Entwicklung begriffenen Borste. Seine Darstellung ähnelt der Vorangegangenen bis auf den Aufbau der Follikelwand. Die Zellen sind kugelig, noch nicht flach gedrückt. Ihr plasmatischer Inhalt ist teils körnig, teils faserig. Stets ist in diesen Zellen ein Kern zu finden, je weiter sie sich dem Follikelgrund nähern, desto mehr kann man von der Faserung wahrnehmen. Am Grunde des Follikels liegt eine große Zelle — Borstenbildungszelle — mit großem Kern und faserigem Inhalt; die Fasern sind der Borste zugerichtet. Diese Borsten sind auch nie, wie es in dem erst beschriebenen Follikel oft vorkommt, bis ganz in seinen Grund gedrängt (Textfig. 15).

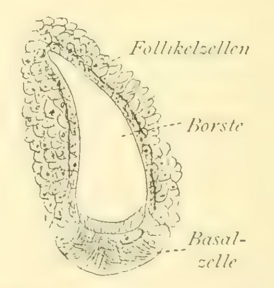


Textfig. 14. Follikel einer ausgebildeten Borste. Vergr. 97.

3. Der Follikel einer sich bildenden ganz jungen Borste. In der Parapoddrüse an noch weiter unten näher zu bestimmenden Stelle liegt eine Anhäufung runder oder kugeliger Zellen



Textfig. 15. Follikel einer sich bildenden Borste. Vergr. 180.

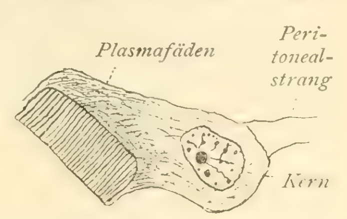


Textfig. 16. Follikel einer ganz jungen Borste. Vergr. 180.

mit deutlichem Kern, körnigem und faserigem Plasma. Eine Kommunikation dieses Follikels nach außen findet nicht statt. Am Grunde liegt eine große Zelle mit großem Kern und faserigem

Plasma, von der die junge Borste in den Zellhaufen hineinwächst, welcher die Follikelwand für sie bildet (Textfig. 16).

Zu 2. und 3. sei noch etwas über die Borstenbildungszelle gesagt. Wegen ihres faserigen Inhalts wird sie auch Faserzelle genannt. Da aber auch die die Wand des Follikels bildenden Zellen zum Teil faserig sind und, wie später gezeigt wird, auch an der Bildung der Borste Anteil nehmen, ein Charakteristikum ihr aber allein zukommt, nämlich ihre Lage an der Basis der Borste, so möge sie besser Borstenbasiszelle genannt werden. Von den Follikelwandzellen unterscheidet sie sich durch ihr helleres Plasma, durch ihre stärkere Faserung und ihren großen Kern, in dem exentrisch, der Borste zugekehrt, der Nukleolus liegt. Das Chromatin ist teils an Gerüstfäden, teils an der Wand der Kerne angeordnet (Textfig. 17).



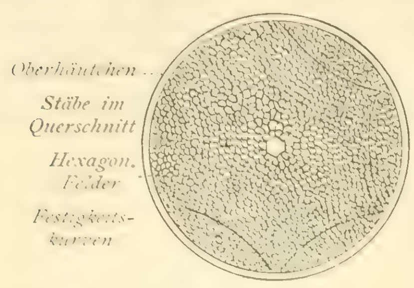
Textfig. 17. Borstenbildungszelle. Vergr. 450.

b) Die Borste.

1. Bau der Borste.

Fl. Dipl. hat zwei verschiedene Arten von Borsten, haarförmige und hakenförmige. Erstere stecken in den dorsalen, letztere in den ventralen Parapodien. Aciculae fehlen. Ein morphologischer Unterschied liegt schon in ihrer Bezeichnung. Die Zahl der aus dem dorsalen Parapodien ins Frei ragenden Borsten beträgt 6—8; aus den ventralen Parapodien ragen nur 4 Borsten heraus. — Eine Beobachtung der Borste vom basalen bis zum distalen Ende ergibt folgendes: die Basis ist ausgezeichnet durch den größten Durchmesser. Sie besteht aus einem bienenwabenähnlichem Gerüst, mit dem sie in den Follikel fundiert ist Nach außen hin verjüngt sich die Borste. Der Teil, der auf die Basis folgt, ist immer hell und bildet die Wachstumszone. Er nimmt den vierten bis fünften Teil der Borste ein. Weiter nach außen folgt dann der sich verjüngende Borstenschaft. Schon schwache Vergrößerung läßt darin eine Faserung erkennen. Geeignete Reagentien, z. B. Eau de Javelle und heiße Kalilauge, die immer konzentrierter wirken muß, lösen die Borste in einzelne Stäbe auf. Der Querschnitt stark vergrößert, ergibt folgendes Bild (Textfig. 18). Die einzelnen Stäbe sind hohl, von hexagonalem Querschnitt. Nach außen wird er geringer. Zu äußerst haben

wir eine homogene Masse vor uns. Die Anordnung der Stäbe geschieht in bestimmten Festigkeitskurven. Gefärbte Präparate zeigen im Querschnitt, daß sich der homogene Rand viel intensiver färbt als das Innere. Was im Innern nur gefärbt wird, sind die Wände der Stäbe, ihre Hohlräume bleiben ungefärbt. Ein Schnitt durch die Wachstumszone läßt eine hexagonale Felderung nicht oder nur undeutlich erkennen. Eine Erklärung dafür wird in dem Kapitel über Borstenentwicklung zu geben versucht werden.



Textfig. 18. Borstenquerschnitt. Vergr. 800.

Mit schwacher Vergrößerung kann auch schon eine Querstreifung der Borste beobachtet werden. Bei Anwendung stärkerer Linsen sieht man, daß die Querstreifung nur einseitig ist und die scheinbaren Streifen Kerben in der Borste sind, wie Textfig. 20 zeigt. Dadurch wird die Borste gegliedert. Etwa in der Mitte der Borste sind die Glieder am kürzesten, nach den Enden zu nehmen sind an Länge zu. Welchen Zweck diese Gliederung hat, siehe beim Kapitel über Funktion der Borsten. Die haarförmigen Borsten verjüngen sich ganz allmählich. Je weiter nach den Enden zu, desto schwächer wird die Quer- und Längsstreifung.

Die hakenförmigen Borsten sind immer kürzer als die haarförmigen, aber auch stets stärker. Die Basis ist höher, fester fundiert: die Wachstumszone ist kürzer. Die Streifung ist auch vorhanden. Der Querschnitt gibt dasselbe Bild. Die Spitze ist gebogen. Eine Seite wiederum ist gekerbt. Die Glieder sind anfangs kurz, dann länger, später wieder kurz. Von da an, wo die Kerbung beginnt, verlaufen die Fasern nicht mehr parallel, sondern spiralig. An der Stelle der Umbiegung tritt ein Flachwerden der Borste ein. Sie erscheint sichelförmig. Die konvexe Seite ist der Rücken, die konkave die Schneide. Der Rücken ist die Kurve eines Parallelkoordinatensystems, indem die Abszisse wie die geraden Zahlen und die Ordinate wie die Quadrate aus den geraden Zahlen wächst. Die Schneide ist nach vorn und unten gerichtet, ähnlich wie die Kralle eines Insektenfußes. Die Spiralzüge bilden gegen den Rücken hin einen spitzen Winkel, berühren nachher die Schneide unter stumpfem Winkel und

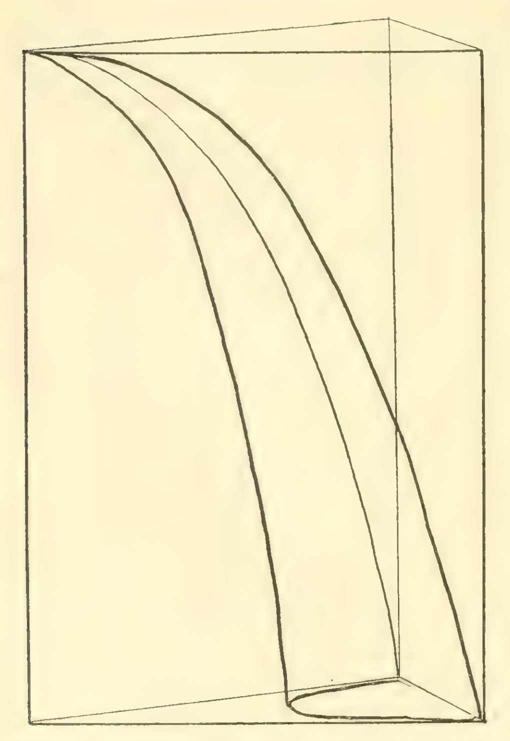
wenden sich dann auf der anderen hinteren Seite wieder dem Rücken zu, so einen Schraubengang vollendend. Der Rand der Schneide verläuft glatt. An der Spitze ist die Borste dunkel — gleichsam gehärtet (Taf. VII, Fig. 1).

2. Die Funktion der Borste.

Die haarförmigen Borsten dienen ihrer Anlage und ihrem Bau nach nicht zum Fortbewegen des Tieres. Ihre Parapodien ragen im hinteren Körperteil nicht einmal in die Leibeshöhle hinein, sondern bilden nur äußere Körperanhänge. Sie dienen nur dazu, das Gleichgewicht des Tieres zu erhalten. Der Wurmkörper ist elliptisch oder oval, nie kreisförmig. Das Gleichgewicht ist unsicher. Hierin wird auch nichts durch die ventralen Parapodien geändert. Wie der Seiltänzer die Balanzierstange braucht, so verwendet der Wurm seine haarförmigen Borsten. Man könnte sie daher nach der Funktion Gleichgewichtsborsten nennen. Ihre Lage spricht für diese Annahme, ihre Gliederung für größere Beweglichkeit dazu. Über die Bedeutung der Rinde, des Oberhäutchens, kann man geteilter Meinung sein. Sie hält das Stabmaterial zusammen, schützt es vor Verschiebung, gibt der Borste den nötigen festen Abschluß nach außen, oder sie verhält sich wie die Rinde von einem schnellwachsenden Pflanzenstengel zum Weichkörper des Stengels, d. h. Rinde und Schaft sind zwei Stoffe von verschiedenen Spannungszuständen, die einander das Gleichgewicht halten und damit dem Ganzen eine große Festigkeit verleihen. Weitere Funde an den Hakenborsten scheinen diese Meinung zu bestätigen. Für das Verständnis der spiraligen Anordnung der Stäbe in den Hakenborsten mögen folgende Erörterungen beitragen: „Allgemein gilt, daß da, wo mit wenig Material einem Körper von geringem Querschnitt und bedeutender Länge hohe mechanische Festigkeit gegeben werden soll, ordnet sich das Material in Spiralzügen an. So ist es z. B. beim Hirschgeweih, dem Narwalzahn" (59). Parallelen hierzu finden sich im Pflanzenreich. Sachs berichtet hiervon: „Bei Entstehung eines Gefäßbündels aus dem embryonalen Gewebe jüngster Organe bilden sich zuerst die Ring- und Spiralgefäße, welche das ganze Längenwachstum des Organs mitmachen. Die Spirale erscheint als primitive Bildung, die aber auch den ersten Anforderungen genügt. Wenn der Pflanzenstengel damit nicht mehr auskommt, baut er daneben auch Treppen- oder Netzgefäße auf. Später wird der Spiralstruktur der Hakenborsten durch Erhärtung und Verdichtung

des Materials Dauerhaftigkeit verliehen." Ein anderes Moment kommt noch hinzu. Die Botaniker lehren, daß die Elastizität der Spirale zur Festigkeit des Gefäßes beiträgt. Dies mag auch für die junge Hakenborste gelten. Die Kanäle sind wiederum von der Mechanik aus zu verstehen. Sie lehrt daß ein hohler Körper fast ebenso fest ist wie ein massiver mit gleicher Länge und gleichem Durchmesser; zugleich wird größere Leichtigkeit erzielt. Noch vielmehr gilt dies von einem Körper in dem ein Hohlraumsystem wie bei den Hakenborsten vorhanden ist.

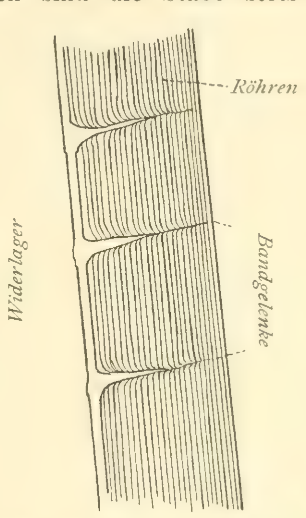
Zudem kommt noch folgende interessante Tatsache hinzu. Der Teil der Borste, welcher die Arbeit leistet (der Haken), hat nicht zylindrischen, sondern dreieckigen Querschnitt. Eine bekannte Erscheinung ist, daß von Stäben aus gleichem Stoff aber von verschiedenem Querschnitt ein dreiseitiger die größte Steifheit, ein zylindrischer die geringste besitzt. An der Schneide und dem Rücken der Haken ist eine Crista angebracht. Man kann sie vergleichen mit angegossenen Rändern an eisernen Säulen, die dem Verstärken dienen.



Textfig. 19. Parabolischer Ausschnitt des Hakens aus einem Prisma.

Nach den Gesetzen der Mechanik ist auch die ganze Form des Hakens gebaut. Er ist ein barabolischer Ausschnitt eines dreiseitigen Prismas (Textfig. 19). Als solcher Körper hat der Haken gegen Widerstände, welche an seiner Spitze angreifen, überall dieselbe Festigkeit und zugleich eine Materialersparnis von 33 % gegenüber dem Prisma. Schon Gallilei führte dieses Prinzip in die Mechanik ein. Peter fand bei der Untersuchung des Blindwühlerschädels, daß dem Parapolid die Fläche des

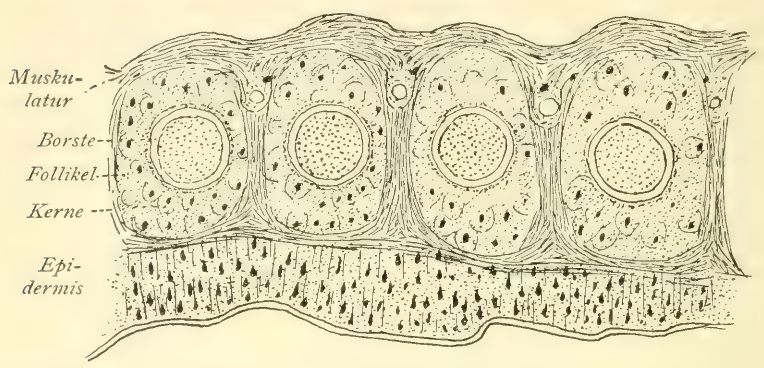
geringsten Widerstandes zukommt und daß, wenn Druck und Zug in der Richtung der Abszissenachse angreifen, überall gleiche Druckfestigkeit herrscht. Dr. KRUMBACH (59) wandte diese Funde in genialer Weise auf die Greifhaken der Chätognathen an. Leider sind die Gesetze der Statik auf die Biologie noch viel zu wenig übertragen, trotzdem sie einem überall begegnen, z. B. auch beim Vogelei, dem Seeigelkörper u. a. Eine kurze gedankliche Exkursion möge hier noch in jenes Gebiet der Mechanik unternommen werden, dem die Gliederung der Borste angehört. Es sei nur auf die Hakenborste eingegangen, die ja durch Form und Funktion größeres Interesse bietet, da sie der Fortbewegung des Tieres dient. Oben wurden Kerben erwähnt, die eine Gliederung in die Borste bringen. An den Kerben sind die Stäbe stets nach innen gebogen. Die Kerben greifen von unten außen in die Borste hinein. Bei näherem Zusehen gewahrt man, daß vom Oberhäutchen Streben in die Kerben vorspringen. Die Mechanik zwingt zur Annahme verschiedener Elastizitäten zwischen dem Oberhäutchen und dem Borsteninnern. Wird die Borstenspitze in das Medium „Schlamm" eingebohrt und dadurch befestig, dann der Körper durch Heben vorwärts bewegt, etwa wie wir es beim Stabsprung tun, so wird die Borste an der unteren Seite zusammengedrückt; ausgleichend hierbei wirkt der erwähnte Zapfen. Ruht nun das Segment, dem die Borste zugehört, so wird durch die Ausdehnung des Zapfens die gebogene Borste gedehnt und aus dem Medium herausgehoben. Es tritt also Kraftersparnis ein durch die Elastizität des Gelenkes. Wir haben hier eine Art primitivster Gelenke vor uns, in der die Muskulatur durch verschieden elastisches Gewebe vertreten wird (Textfig. 20).



Textfig. 20. Bandgelenke und Widerlager der Borste. Vergr. 390.

Von Interesse ist es, die Borsten am Kopf zu betrachten. Hier dienen sie weder der Fortbewegung noch dem Halten des Gleichgewichts. Sie schützen die Organe des Kopfes. Ihre Parapodien sind so in die Länge gezogen, daß sie wie Kragen erscheinen. Die Anordnung der Borsten ist hierin fächerförmig.

Mit dem Funktionswechsel geht ein Formwechsel Hand in Hand. Die dorsalen Borsten sind nach vorn gerichtet und ein wenig nach innen gebogen und haben größeren Durchmesser als die an anderen Segmenten. Die ventralen Borsten sind länger, weniger gebogen und von geringerem Querschnitt als bei den anderen Segmenten. Ein morphologischer Unterschied läßt sich hier zwischen beiden Arten nicht durchführen. Wir haben also den



Textfig. 21. Follikel aus einem Kopfparapodium. Vergr. 350.

Fall, daß Organe mit ehemalig verschiedener Form und Funktion nun bei gleicher Funktion auch gleiche Form annehmen. Einer ähnlichen Erscheinung begegnet man am After, wo die Borsten die Funktion haben, die Afteröffnung für den Austritt der Fäzes frei von Schleim zu halten (Textfig. 21).

3. Entwicklung der Borsten.

Sie ist bei beiden Arten dieselbe. Das Material zum Bau liefert zumeist die Borstenbasiszelle. Nach Eisig, Vejdowksy ist es nur diese, deren Plasma in Fäden zerfällt, die die Borste dann bauen. Sicher ist wohl, daß diese Zelle die wichtigste bei der Borstenbildung darstellt, ihre feinere Struktur, ihr großer Kern lassen darauf schließen. Aber ebenso sicher ist, daß die Zellen, welche die Wand des Follikels bilden, nicht einzig und allein in der Aufgabe aufgehen, eine schützende Hülle für die Borste zu sein; sie müssen eben die Basalzelle mit Bildungsstoffen versorgen, sie sind gleichsam die Nährzellen für die Basalzelle. Die Struktur der Zellen, wie sie sich aus der Beschreibung ergab, spricht dafür. Bei ausgebildeten Borsten sind die Wandzellen zum Teil frei von Plasma. Wie die Schleimschicht das Produkt

der Drüsenzellen, die Cuticula das der Fadenzellen ist, so ist die Borste das Produkt der Follikelzellen.

1. Stadium: Es zeigt sich in der Basalzelle des Follikels als deren Sekretausscheidung die erste Anlage der Borste eine feine Spitze.

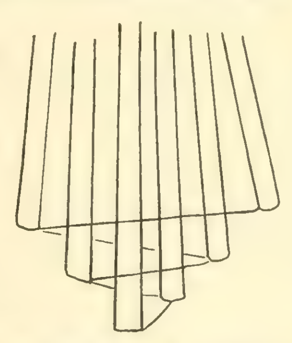
2. Stadium: Die Borstenbasis ist gebildet. Das Bildungsplasma der Basalzelle zieht in Form feiner Fäden durch die Borstenbasis in die Spitze hinein.

3. Stadium: Zwischen Spitze und Basis hat sich der Teil der Borste geschoben, den wir Wachstumszone nannten.

4. Stadium: Der Schaft streckt sich in die Länge. Die Spitze dringt durch die Oberfläche des Tieres. Die Borste ist funktionsfähig.

Schwierig ist die Beantwortung der Frage nach der Entstehung des Hohlraumsystems der Borste. Wir denken uns diese Erscheinung folgendermaßen: Die Basalzelle löst sich in Plasmafibrillen auf, die dann durch die Lücken der Borstenbasis hindurchziehen und sich in dem Gebiete der Wachstumszone parallel zueinander legen und miteinander verschmelzen, so daß das Verschmelzungsprodukt die Wände der Hohlräume darstellt. Die durch eine Lücke gezogenen Fäden bilden einen Stab.

Während für die Entwicklung der Borsten die Literaturquellen nach selten und oft auseinandergehend fließen, verschwinden sie fast ganz bei der Frage nach der Reihenfolge der Entwicklung der Borsten in der Parapoddrüse. Wenn man die Lagerung der Borsten im Parapodium betrachtet, gleichgültig welcher Art die sind, so findet man, daß sie nicht willkürlich zueinander stehen, sondern nach ganz bestimmten Gesetzen angeordnet sind. Die älteste Borste ist die, welche am weitesten nach innen im Parapodium steckt und zugleich am weitesten nach außen ragt. Verbindet man die Basen der Borsten der Reihe nach ihrer Entfernung vom tiefsten Punkte des Parapodiums, so ergibt sich folgende Kurve (Textfig. 22). Die Kurve ist zugleich eine Wachstumsspirale und erinnert an die spiralige Anordnung der Blätter am Pflanzenstengel. Das jeweilige Maximum der Zahl der Borsten eines Parapodiums hängt ab von dem zur Verfügung stehenden



Textfig. 22. Vertikale Spirale der Borstenbasen.

Raume. Und das ist auch der Grund für die Disposition einer Follikelzelle zur Basalzelle der Borste. Einmal die spiralige Anordnung der Borsten erkannt, fiel es nicht schwer, die spiralige Anordnung der Zellen in der Parapoddrüse auf Längsschnitten überhaupt zu finden.

Querschnitte der Parapoddrüsen haben elliptische Form. Ihr längster Durchmesser steht senkrecht zur Körperlänge. Der Grund dieser Erscheinung ist der, daß die dorsal-ventrale Achse des Körpers die laterale an Größe übertrifft. Im Parapodium stehen die Borsten nicht in einer Ebene zueinander; auch hier erkennt man, wenn auch schwieriger eine Bildungsspirale. Da sich nach außen durch Verjüngung des Parapodiums der Raum verringert, nähern sich die Borsten und lagern sich spiralig umeinander. Nach außen hin entfernen sie sich dann wieder in umgekehrter Spirale. Nach dem Körperinnern zu wird die Parapoddrüse durch Peritoneum begrenzt.

4. Chemische Beschaffenheit der Borsten.

Es sei hier auf die Versuche von SCHEPOTIEFF (92) hingewiesen. Sie wurden von mir auf die Borsten von Fl. dipl. angewendet und zeigten dieselben Resultate. Schlüsse zieht SCHEPOTIEFF aus seinen Versuchen jedoch nicht. Die Substanz, aus der die Borsten bestehen, ist Chitin. Da sich Außenrand und Innenzone der Borsten bei Chitinreaktionen verschieden verhielten, da auch bei diesen Versuchen Spuren von Eiweiß nachgewiesen werden konnten, so ergibt sich für die Borstensubstanz von Fl. dipl., daß ihr Chitin nicht einem einzelnen chemischen Individium entspricht, sondern einer Gruppe von Substanzen. „Auch ist das Chitin in den Gebilden nicht im freien Zustande vorhanden, sondern in lockerer Bildung mit Eiweißkörpern, aus denen es durch Einwirkung schwacher Säuren und Alkalien abgespalten wird“ (KRAWKOW).

Über den Muskelapparat der Borsten siehe Muskulatur. Über den Sinnesapparat siehe Sinnesorgane.

Über die Borstenentwicklung sind die Funde SPENGELS 1880 bei Echiurus als die ersten grundlegenden zu nennen. EISIG (24), VEJDONSKY (103) u. a. akzeptierten sie. Als Hauptpunkte sind hervorzuheben, daß die Entwicklung der Borste von einer Zelle des Borstenfollikels resp. der Borstendrüse ausgeht und 2., daß das Wachstum der Borste lediglich an ihrer Basis vor sich geht.

Dem Gedanken, daß neben der Borstenbasiszelle auch andere Zellen des Follikels das Material zur Entwicklung der Borste abgeben, ist wenig Raum gegeben. Über die Funktion der Borsten schweigen die Literaturquellen, ebenso über ihre spiralige Bildung. Wie weit andere Organe in dieser Beziehung bearbeitet sind, ist im Verlaufe der Arbeit gesagt worden. Die Zusammensammensetzung der Borsten aus Fibrillen ist erst bei wenigen Würmern untersucht. So durch SPENGEL, VEJDOVSKY, EISIG, SCHEPOTIEFF. Doch bin ich der Meinung, daß eine genaue Durchforschung der Polychaetenborsten zeigen würde, daß diese Fibrillen hohle Stäbe von zumeist hexagonalem Querschnitt darstellen. Die Gliederung der Borsten und die damit zusammenhängende Ausbildung der Gelenke ist noch nicht in der Literatur verzeichnet.

5. Die Muskulatur.

a) Die Muskulatur des Stammes.

Man kann sie gliedern in die Muskulatur des Stammes und der Körperorgane. Zu ersteren gehören die Ring- und Längsfaserschichten des Hautmuskelschlauches. Transversale Muskulatur, die durch die Leibeshöhle ausgespannt ist, kommt nur in sehr geringer Ausdehnung vor. Bei den meisten Anneliden folgt auf die Epidermis zunächst eine Schicht von Ringfasern, dann eine solche von Längsfasern. Bei Fl. dipl. tritt eine Modifikation hinzu, die noch kaum erwähnt ist. Zwischen der Ringsmuskulatur und Epidermis ist nämlich eine feine Muskelschicht eingeschaltet, die weder dem einen noch dem anderen System angehört. Ihre Fasern verlaufen unter einem Winkel von fast 45° zur Körperachse und bilden somit Spiralen. Längs- und Querschnitte zeigen hiervon das gleiche Bild. Flächenpräparate zeigen den Winkel. Diese Schicht ist nur eine Muskelfaser dick. Der Durchschnitt letzterer ist dreieckig. Nun lagern sie so aneinander, daß immer eine Faser mit der Basis der Epidermis und mit der Spitze dem Körperinnern zuliegt. Bei der benachbarten ist es gerade umgekehrt. Zweck dieser Anordnung scheint die Raumausnutzung zu sein. Diese Muskellage — Spiralmuskelschicht — scheint von manchen Forschern als das Häutchen angesehen zu werden, welches bei anderen Anneliden die Epidermis von der Muskulatur abgrenzt. Gleich an dieser Stelle sei etwas über die Funktion dieser Muskellage erwähnt. Die Bewegungen des Tieres ähneln auf seinem Substrat dem einer Raupe. Vom Abdomen gehen

nach dem Thorax zu die Bewegungsschatten. Nun hat man bei der Seidenraupe eine Muskulatur gefunden, die ganz der spiraligen von Fl. dipl. ähnelt. Diese Art des spiraligen Laufes scheint die Kriechbewegung zu unterstützen. Ruhen alle Parapodien auf dem Substrat, so herrscht in der Muskulatur eine Art Gleichgewicht. Werden die hintersten Parapodien gehoben, so tritt die Spirale in Wirkung und zieht die gehobenen Parapodien nach vorn. Die Muskulatur dient natürlich nur der Unterstützung der Längsstränge, ihr entgegen wirken beim Strecken des Körpers die Borsten, wenn sie in das Substrat eingehakt sind.

Sowohl Ring- wie Längsmuskulatur lagern nicht in kontinuierlichen Schichten unter der Epidermis, sondern sie sind in Bündel gelegt, die vom Bindegewebe der inneren Körperbedeckung mit zahlreichen Kernen röhrenförmig umgrenzt werden. Die Bündel haben verschiedenen Durchmesser, ihr Querschnitt ist meist elliptisch. Die Längsachse der Ringmuskulatur verläuft senkrecht, die der Längsmuskulatur parallel zur Längsachse des Körpers. Die Bündel sind nicht geschlossene Systeme, sie zeigen zahlreiche Lücken, die man bei den Ringmuskeln besonders auf Längsschnitten erkennt. Zwischen den einzelnen Bündeln wiederum sind auch Furchen. Zweck des Lückensystems ist nicht nur der Raum für die Septen und Mesenterien zu schaffen, sondern der Leibeshöhenflüssigkeit eine Umspülung der einzelnen Muskelelemente zu ermöglichen. Daß diese in der Tat auch geschieht, erkennt man daran, daß wenn man aus frischem Material Muskulatur herausschneidet und drückt, so kann man in der heraustretenden Flüssigkeit stets Lymphzellen beobachten. Nach Reuleaux soll ein solches Lückensystem die Bewegung eines wurmförmigen Körpers unterstützen.

Während die Ringmuskulatur kontinuierlich vom Körperende bis in den Thorax hin gleichmäßig ausgebildet ist, erleidet die Längsmuskulatur Unterbrechungen durch die Parapodien, und zwar sind es nur die ventralen Parapodien, welche tief in das Körperinnere dringen und so die Längsmuskulatur durchsetzen. Die dorsalen Parapodien ragen weniger weit in den Körper hinein. Sie bilden mehr Körperanhänge, über die die Längsmuskulatur ununterbrochen hinweggeht.

Die Mächtigkeit der beiden Schichten ist je nach der Körperregion verschieden. Am größten ist sie natürlich da, wo die Hauptbewegung geschieht — im Abdomen. Immer überwiegt der Durchschnitt der Längsmuskulatur den der Ringmuskulatur.

Letzterer bleibt am meisten konstant. Am geringsten ist der Querschnitt am Kopfe, dort sinkt er auf eine feine Schicht zusammen. Grund hierfür ist die stark ausgebildete Muskulatur der Kopfborsten. Man kann den Verlauf der Muskellagen bis an den vorderen Körperpol verfolgen. Wie sie sich in den Kiemenfäden fortsetzen, wird dort erwähnt. Unterbrechungen an der Kopfdecke erleiden die Muskelschichten an den Augen, der Gehirnkammer, also dort, wo andere Organe unmittelbar mit der Epidermis verschmelzen. Man kann drei resp. vier Muskelfelder in der Längsmuskulatur unterscheiden. Zwei lateral-ventrale und ein resp. zwei dorsale. Hervorgerufen wird diese Gliederung an der Ventrallinie des Körpers durch den Nervenstrang, an den Seiten durch die Parapodien und in der dorsalen Mittellinie durch ein Darmmesenterium. Wie beim Nervensystem angegeben wird, liegt die Ganglienkette zwischen Strängen der Längsmuskulatur. Diese Felder, die seitlich bis zu den Parapodien reichen, haben geringere peripherische Ausdehnung, desto größere radiale.

b) Muskulatur der Organe.

Die Muskulatur der Parapodien.

Von der der Leibeshöhle zugekehrten Basis der Parapodien verläuft eine große Anzahl Muskelfasern strahlenförmig divergierend zur Leibeswandung, um sich dort unter verschiedenen Winkeln daran zu befestigen. Sie dienen nicht dem Ein- und Ausstülpen, sondern nur der radialen Bewegung des Parapodiums. Diese Muskulatur stammt von der Ringmuskelschicht. Da die Borsten der hämalen Parapodien nur sehr wenig aktiv sind, ist bei ihnen die Muskulatur sehr schwach entwickelt. Die einzelnen Züge sind sehr kurz, da ja die Parapodien nur eine geringe Strecke ins Körperinnere reichen. Umgekehrt ist es bei dem der Bewegung dienenden Parapodien der Hakenborsten. Die Inserierung hat man sich folgendermaßen zu denken. Wie beim Bau der Parapodien dargestellt wurde, werden die Borsten ganz an den Grund der Follikel gedrängt, der von Peritoneum umschlossen wird. An jener Stelle ist die Festigkeit der Borste am größten. Hier setzen darum die Muskeln an, also nicht an der Borste selbst. Die Muskulatur ist wiederum von Peritoneum umgeben, so daß sie gleichsam in einem von Peritoneum ausgekleideten Sack tätig ist. Ganz anders verhält es sich bei den Parapodien am Kopfe. Grund dafür ist der Funktionswechsel, der bei den Borsten eingetreten ist. Ihre mehr flächenförmigen Parapodien werden beiderseits von Muskulatur begleitet, so daß

bei einer Ausdehnung ihrer Fasern die Borsten fächerartig voneinander entfernt werden. Jeder Follikel ist innerhalb dieser Muskulatur von einer Ringmuskelschicht umgeben, deren Fasern zum Teil sich mit denen der Längsmuskulatur vereinigen. Durch Kontraktion dieser Ringmuskeln werden die Borsten einander genähert, und der Fächer wird geschlossen (Textfig. 21).

Die Muskulatur des Rüssels ist die Ring- und Längsmuskulatur des Stammes, die in diesem Organe außerordentliche Mächtigkeit erreicht, so daß die Lippen reine Muskelwülste darstellen. Ein Teil der Fasern greift am Septum zwischen dem zweiten und dritten Segment an.

Muskulatur des Darmes. Am Darm findet sich eine äußere Längsmuskelschicht, und eine innere Ringmuskelschicht. Beide bestehen nur aus einer Lage von Fasern. Sie gleichen denen des Stammes und werden von spärlichem Bindegewebe umgeben.

Muskulatur des Rückensinus s. d.

Am regenerierten Schwanzende ist nur die Ringmuskulatur entwickelt. Von der Längsmuskulatur zeigen sich nur einzelne Fasern. Daß die Ringmuskelschicht zuerst gebildet wird, scheint darin den Grund zu haben, daß auch aus ihr sich die Parapodialmuskulatur entwickelt. Eine Darmmuskelschicht ist noch nicht gebildet.

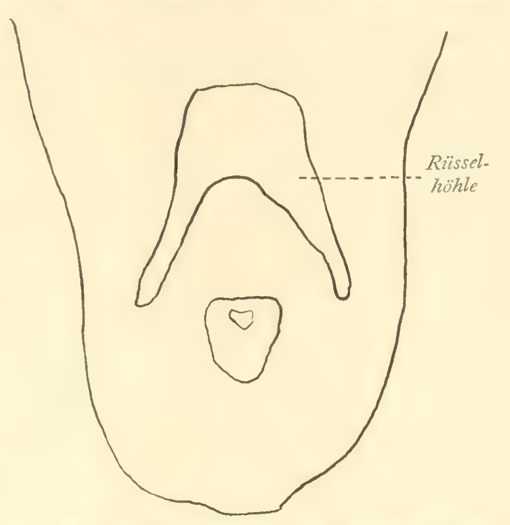
Claparède (7) stellte unter die topographisch-anatomischen Verhältnisse der Polychaeten auch das zusammen, was von der Muskulatur bis dahin bekannt war. Vejdowsky (103) leistete ähnliches für die Oligochaeten. Die oben genannte Muskelschicht, die direkt unter der Epidermis liegt, ist bisher bei den Anneliden selten gesehen worden, möglicherweise wird sie eben oft als das die Epidermis und Muskulatur trennende Häutchen gedeutet. Da eine solche Muskellage schon bei Arthropodenlarven gefunden wurde, ist es wohl erlaubt, in ihr einen neuen Verwandtschaftsgrad zwischen den beiden Typen der Artikulaten zu sehen. Charakteristisch für Fl. dipl. ist zudem die geringe Ausbildung der transversalen Muskulatur, worauf weder Jourdan noch Bless hinwiesen. Die Histologie der Muskulatur der Polychaeten im allgemeinen hat schon verschiedene Male die von Fl. dipl. im besonderen durch Jourdan eingehende Bearbeitung erfahren.

6. Der Darmkanal.

Es lassen sich bei ihm folgende Teile unterscheiden, die durch charakteristische Strukturen und Funktionen ausgezeichnet

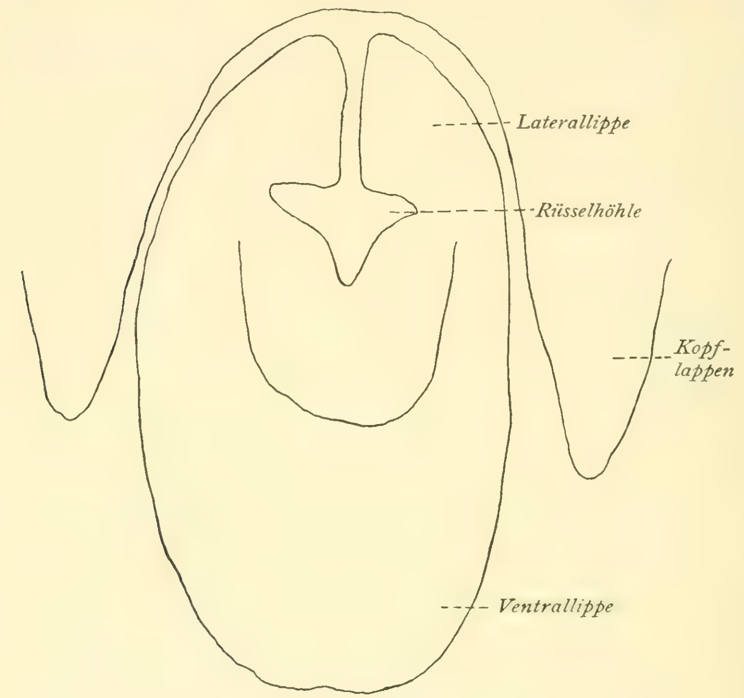
sind: Der Rüssel, die Speiseröhre, der thorakale oder Magendarm mit der Verdauungsdrüse — dem Magen — und der Enddarm oder abdominale Darm.

a) Der Rüssel. Er nimmt zwei Kopfsegmente ein. Erst vom zweiten zum dritten Segment, auf der Grenze des Rüssels und der Speiseröhre, tritt ein Septum auf als das erste des Thorax und zugleich eines der entwickeltsten. Seine Wandungen geben den Rüsselrefraktoren Ansatzstellen und schließen den vorderen Teil der Leibeshöhle — die Rüsselhöhle — von der hinteren ab. Der Rüssel bietet ein ganz verschiedenes Bild, je nachdem er ein- oder ausgestülpt ist. Der normale Fall ist der ausgestülpte; nur wenn das Tier beunruhigt wird oder auf einen harten Gegenstand trifft und zum Schutze den Kopfborstenapparat schließt, wird der Rüssel eingezogen. Fast regelmäßig geschieht dies, wenn das Tier fixiert wird, ohne es zu betäuben. JOURDAN hat darum auf den Querschnittbildern des Kopfes von Fl. dipl. stets den eingezogenen Rüssel gezeichnet. Der ausgestülpte Rüssel ragt ein Stück über die Kopfdecke nach außen. Man kann an diesem Ende leicht drei Lippen unterscheiden, die sich aus der ventralen Leibeswand herausdifferen zieren, eine ventrale Unterlippe und zwei laterale Lippen. Den Schluß geben zwei Lappen, die der Ausstülpung der Kopfdecke angehören, welche früher RENIER als dritten Fühler bezeichnete. Wie sich die Lappen allmählich herausbilden, zeigen Textfig. 23—25. Am kräftigsten ist die Unterlippe; sie überragt beim herausgestreckten Rüssel alle anderen. Sie dient auch einzig der Nahrungs-, d. h. Schlammaufnahme. Wie eine Schaufel wird sie ins Substrat vorgestreckt, dann etwas gehoben; nun treten die Seitenlippen in Funktion. Sie werden vorgestreckt, daß der Schlamm da-



Textfig. 23. Kopfdecke in den Rüssel übergehend.

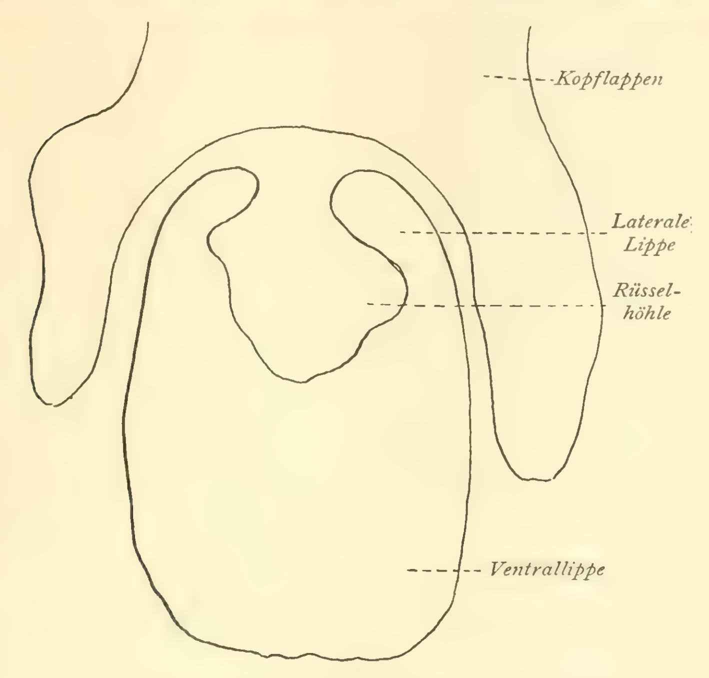
zwischen kommt und dann geschlossen. Durch Zusammenziehen der Wände des Rüsselhohlraums wird er weiter nach innen befördert. Diese Bewegungen geschehen ganz rhythmisch. Das Tier frißt sich sozusagen durch den Schlamm hindurch. Beobachtet man die Spur, welche ein Wurm auf dem Substrate zurückläßt, so kann man deutlich die Furche darin sehen, welche der Rüssel „gepflügt" hat. Der Kopfkragen ist an jener Stelle frei von Borsten, tritt überhaupt hier ein wenig nach hinten zurüch. Während



Textfig. 24. Rüsselquerschnitt.

man bei anderen Würmern ein Ein- und Ausstülpen des Rüssels beobachten kann, ähnlich dem eines Handschuhfingers, so ist dies bei unserem Tiere nur mehr ein Einziehen und Ausstrecken. Eingestülpt wird nur die Unterlippe zwischen die Seitenlippen. Die Deutung derartiger Querschnittsbilder, wie sie Jourdan gibt, ist oft recht schwierig. Man muß sich vorstellen, daß der Rüssel im eingezogenen Zustande die Form eines doppelten Winkelhakens besitzt. Mit dem Einziehen findet gleichzeitig ein Zusammenziehen und darum eine Verkürzung des Rüssels statt. Daß er nicht vollständig eingestülpt werden kann, wie bei anderen Anneliden

hat wohl darin seinen Grund, daß dem Schutze des Kopfes, dem eine Einstülpung zugute kommt, weil damit meist auch eine solche der Kopfdecke mit ihren Organen teilweise erfolgt, ja der Kopfborstenapparat dient. Eine Folge hiervon ist auch, daß die Rüsselhöhle nur einen geringen Raum einnimmt. Eine weitere



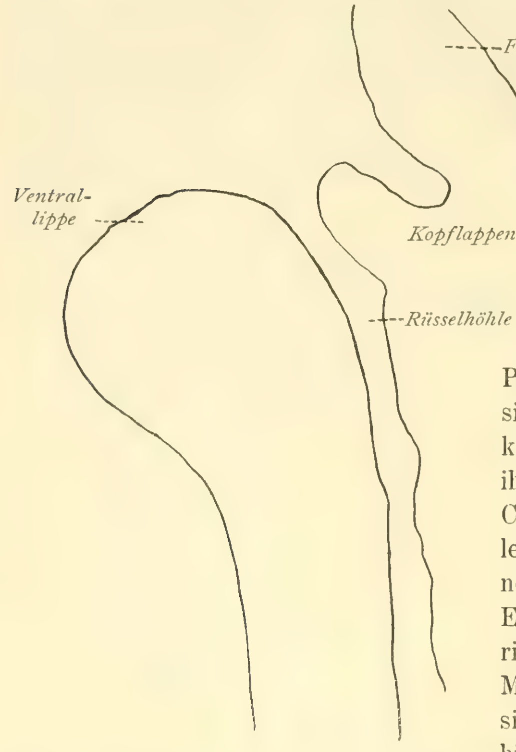
Textfig. 25. Rüsselquerschnitt mit Lippen.

Folge ist, daß die Rückziehmuskeln nicht die enorme Ausbildung haben wie bei anderen Anneliden (Textfig. 26).

Bei einer Beobachtung der histologischen Elemente des Rüssels ist folgendes zu bemerken: Die die Körperwand bildenden Zellschichten setzen sich im Rüssel kontinuierlich fort; natürlich in entgegengesetzter Reihenfolge; es muß daher der Rüssel als eine Einstülpung der Körperwand gedacht werden. Nur die Tafelung der Körperoberfläche findet nicht statt; sie ist hier ganz glatt. Sinnesorgane, sog. becherförmige Organe sind im Rüssel von Fl. dipl. nicht gefunden worden.

Textfig. 27 zeigt einen Rüsselquerschnitt. Die Cuticula ähnelt der der Körperoberfläche. Sie trägt Zilien, welche dem Einstrudeln des Wassers dienen. Ihre Dicke beträgt 0,002 mm. Wenn wir auf Querschnitten den Rüssel ins Innere verfolgen, so

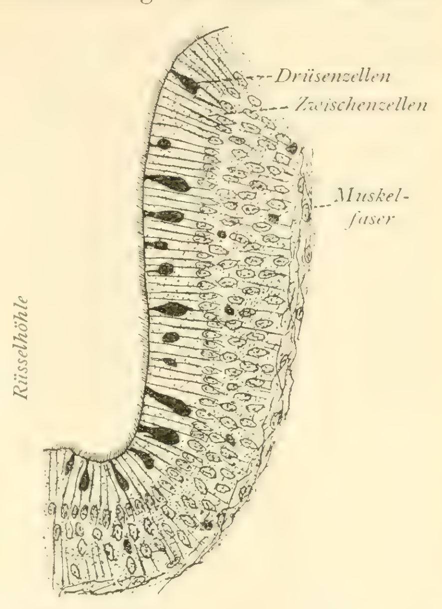
nimmt der Wechsel von Faden- und Drüsenzellen allmählich ab, und wir haben ein regelmäßiges Epithel vor uns mit feinkörnigem



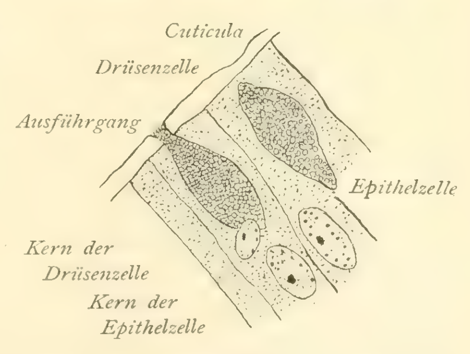
Textfig. 26. Längsschnitt durch den Rüssel.

Plasma. Seine Kerne sind elliptisch, die Kernkörperchen liegen in ihrer Mitte. Nach der Cuticula hin kann man leichte Zellgrenzen wahrnehmen, am basalen Ende sind sie schwieriger zu erkennen. Muskelfibrillen schieben sich zwischen die Zellen hinein, wie in der Epidermis. Die Drüsen Textfig. 28 sind ganz typisch gebaut. Ihre Gestalt ist birnenförmig mit dem Stiel nach dem Rüsselhohlraume zu. Das Innere färbt sich stark durch Hämatoxylin. Es lassen sich leicht verschiedene Entwicklungsphasen unterscheiden. Ihre Anlage geschieht in der Zone des Plasmas der Schaltzellen. Aus dem schwer färbbarem Plasma heben sich ganz bestimmt gefärbte Partien ab. Ein folgender Zustand zeigt dieselben stärker gefärbt und mit kugelförmiger Gestalt. Dann werden sie dem Lumen zugedrängt; dabei nehmen sie die charakteristische Gestalt an. Ursache davon ist meist der umgebende Druck. Während dessen wandelt sich das Plasma in Drüsensekret von körniger Beschaffenheit um. Allmählich erreicht der Stiel oder Ausführgang der Drüse die Cuticula, welche durch Sekret ionaufgelöst wird. Die Öffnung ist stets weiter als der Stiel. Das Sekret wird dem Schlamm zugesetzt. Eine Zellmembran haben diese Zellen nicht. Wenn der Kern erhalten ist, so liegt er lateral.

b) Die Speiseröhre (Textfig. 29): Den Übergang vom Rüssel zur Speiseröhre bildet eine Einschnürung des Lumens. Während es im Rüssel einen trapezförmigen mit ausgezogenen Ecken versehenen Querschnitt hat, ist er im Ösophagus spaltförmig mit lateralem längstem Durchmesser. Mit der morphologischen Veränderung tritt auch eine histologische ein. Die Cuticula trägt Wimpern. Sie gehören jedoch den Epithelzellen an und treten durch feinste Öffnungen der Cuticula ins Lumen. Das Plasma der Zellen ist feinkörnig. Die Grenzen sind deutlich sichtbar. Die Kerne, welche auch zentral liegen, sind kugelig. Basalwärts liegt scheinbar diffuses Plasma mit größeren Kernen. Drüsenzellen, wie sie im Rüssel beschrieben wurden, sind nur verhältnismäßig gering an Zahl und Größe vorhanden. Ringsum, von dem Ösophagus verlaufen eine Ring- und Längsmuskelschicht und zahlreiche Blutgefäße. Der Ösophagus ist sehr kurz. Allmählich gewinnt er runden Querschnitt. Seine Wandungen falten sich. Es treten andere Gewebselemente hinzu, und so geht er in den thorakalen Darm über.



Textfig. 27. Rüsselquerschnitt mit seinen Zellschichten. Vergr. 390.

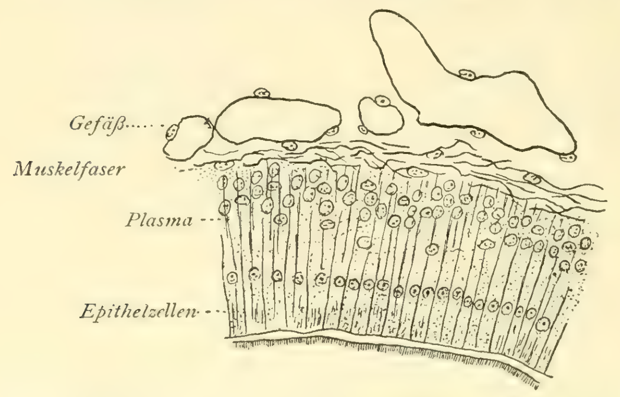


Textfig. 28. Drüsenzelle mit Ausführungsöffnung im Rüssel. Vergr. 940.

c) Der thorakale Darm: Dieses Organ ist mit seinen Windungen, seinen Gewebsschichten, der Drüse und den Funktionen eines der interessantesten des ganzen Tieres. Bei genauerem Zusehen kann man eine spiralige Drehung um seine Längsachse wahr-

nehmen, so daß er immer in einer gewissen Spannung bleibt, die auch der Kontraktion des Tieres zugute kommt. Von einem sehr geringen Querschnitt schwillt er allmählich an, um bei der Einmündungsstelle der Drüse den größten Durchmesser zu haben und verjüngt sich von da allmählich zu dem Enddarm. In seiner Lage wird er durch ein dorsales Mesenterium gehalten, dazu kommen noch Dissepimente, deren viszerale Anheftung nur ganz geringe Einschnürung zur Folge haben. Im geschlechtsreifen Zustande fehlen diese Aufhängebänder fast vollständig. Wie dieselben im Abdomen beschaffen sind, siehe daselbst.

Im frischen Zustande zeigt der Darm teils eine gelbrote, da, wo er von Blutsinus umgeben ist, eine grüne Farbe. Erstere

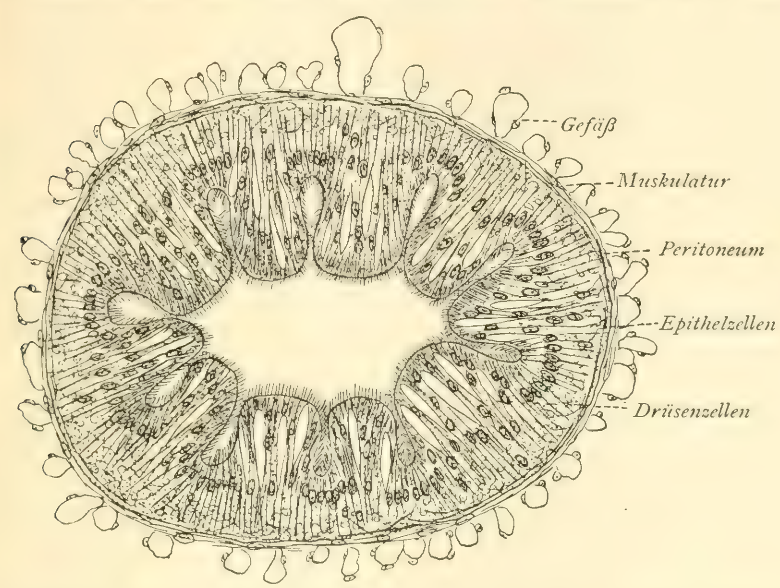


Textfig. 29. Querschnitt durch den Ösophagus. Vergr. 390.

rührt von Einschlüssen des Darmepithels her. Die Zellschichten des Ösophagus gehen kontinuierlich in die des Darmes über. Zu äußerst werden sie von einer feinen Schicht, dem Peritoneum begrenzt, in der keine Kerne nachzuweisen sind. Die Darmmuskulatur enthält Längs- und Ringsfasern von großer Feinheit. Ein Zusammenschluß zu größeren Bündeln findet nicht statt. Kerne sitzen den Fasern seitlich auf. Die Darmschleimhaut ist stark gefaltet; so daß Wülste von verschiedener Form und Größe ins Lumen ragen. Die zwischen ihnen liegenden Furchen werden durch die Flimmerhaare erfüllt (Textfig. 30).

Im nachfolgenden möge eine Darstellung der Darmelemente gegeben werden, so wie sie in verschiedenen Gegenden desselben erscheinen. „Als kurzer Ausdruck wird für die Zellschicht der Name Darmepithel gebraucht, wobei ich mir wohl bewußt bin, daß er nicht völlig zutreffend ist, da die Darmzellen nur selten

eine hautartig ausgebreitete regelmäßige Lage haben. Die Anordnung der Zellen ist meist so, daß ihre gleichen Achsen sich gegeneinander verschieben und daß je nach den Erhebungen und Vertiefungen der Gesamtschicht ihre Kerne bald in zwei oder drei oder mehreren Reihen übereinander liegen. In noch höherem Maße wird der Name Epithel da unpassend, wo Zotten



Textfig. 30. Querschnitt durch den vorderen thorakalen Darm.

Papillen, Darmrinnen entstehen, die sich oft aus keulenförmigen, in einem Faden auslaufenden Zellen aufbauen."

Das Darmepithel unmittelbar hinter dem Ösophagus ist stark gefurcht. Es hat Zellen mit körnigem Plasma, runden bis elliptischen Kernen. Ihre Form ist zylindrisch bis keulenförmig. Der distale Zellleib zeigt eine deutliche Membran. Das basale, meist zugespitzte Ende schiebt sich zwischen die Ersatzzellen. An Stellen, wo auf Schnitten die Cuticula vom Epithel abgehoben ist, kann man am Zellende eine feine Faserung wahrnehmen. Die Fortsetzungen der Fasern bilden die obenerwähnten Flimmerhaare. Sie lassen sich basalwärts bis fast an den Kern, der meist in der Mitte der Längsachse steht, verfolgen. Zwischen diesen Zellen sind häufig flaschenförmige Hohlräume, deren Wände von den vorhin erwähnten Zellen gebildet werden. Sie rühren vermutlich von Drüsenzellen her, deren Sekret beim Fixieren oder schon vorher entleert wurde. Oft kann man noch

ein Faserwerk beobachten, das durch das Lumen zieht, ebenso den Zellkern. An solchen Zellen, die mehr basalwärts liegen, ist auch das Plasma wahrzunehmen. Am äußeren Rande des Epithels kann man gelegentlich Ersatzstellen beobachten, die nach Abnutzung der distalen an deren Stellen treten (Textfig. 30).

2. Je weiter sich der Darm in den Körper erstreckt, desto regelmäßiger wird sein Epithel; die Wülste verschwinden fast vollständig. Gleichzeitig geht mit den Zellen eine große Veränderung vor sich. Der Kern rückt basalwärts. Ein Unterschied von Wimpern tragenden Zellen und Drüsenzellen ist nicht mehr vorhanden. Immer mehr nähern sich die Zellen in ihrer Form denen des Magens.

d) Der Magen oder die Darmdrüse zeigt sich in den von mir untersuchten Objekten als eine an Größe sehr variierender Sack von gelbroter saftiger Farbe. Meist ist er ventral gelagert, schiebt sich jedoch auch lateral sehr weit in die Höhe. Er bildet nicht ein einziges Lumen, sondern ein Hauptlumen mit mehreren Ausstülpungen, deren Zahl auch variiert. In eine der Ausstülpungen mündet der thorakale Darm; aus einer anderen tritt er wieder heraus. Der histologische Bau ist überall derselbe. Die Wand zeigt Zylinderepithel (Taf. VII, Fig. 2). Die Cuticula fehlt, Wimperbesatz ist nicht vorhanden, ein Wechsel von Drüsen und Stützzellen findet nicht statt. Alle Zellen haben denselben Bau. Ihr Inhalt ist grobkörnig. Bei frischen Exemplaren haben die Zellen gelbrote Farbe, rot ist das basale, mehr gelb das distale Ende. Die Kerne liegen basalwärts. Der Nukleolus ist zentral gelegen. Distal wird die Körnelung feiner. Die Enden der Zellen sind abgerundet. Manche zeigen eine Einschnürung nahe am Ende, bei anderen ist die Einschnürung so weit vor sich gegangen, daß das abgeschnürte Ende nur noch an einem Faden mit der Zelle zusammenhängt. Ein weiteres Bild zeigt das Ende ganz abgeschnürt. Es ist jetzt kugelförmig und gelangt ins Lumeninnere. Hier zerfallen allmählich diese Kugeln (Taf. VII, Fig. 3). Man kann alle Stadien des Lockerns bis zur völligen Auflösung verfolgen. Das Resultat ist eine ganz feine Körnelung. Ihr kommen chemische Eigenschaften zu. Wie sie zu denken sind, ist weiter unten angegeben. Die Basalmembran stammt vom Peritoneum. Sie zeigt hin und wieder Kerne. Muskelfasern fehlen.

Bei der weiteren Verfolgung des Darmes zeigt sich, daß sich der Magen in ein Epithel fortsetzt, das dem in umgekehrter

Richtung entspricht, wie wir es vorhin sahen. Die Richtung, welche der Darm nun einschlägt, geht nach dem vorderen Körperende zu. Die Wand ist stark gewulstet. Das distale Ende zeigt die Cuticula. Ins Lumen reichen lange Zilien hinein. Der Unterschied der beiden Zellarten tritt deutlich hervor. Wir verfolgen so den Darm bis zur Umbiegung nach hinten und machen unterwegs eine Beobachtung, die schon Eisig bei den Capitelliden beschreibt, daß Partien der Darmwand ins Lumen abgeschnürt werden und sich mit einer dichten Membran umgeben. Später scheint es, als würde das Plasma des abgeschnürten Teiles resorbiert werden. Nach der letzten Windung, durch die der Darm nach dem hinteren Ende zu gerichtet wird, vollzieht sich wiederum eine bedeutende histologische Veränderung der Darmwand. Zunächst gleicht sie noch der vorhergegangenen. Dann nimmt sie an Höhe ab, so daß der Darm nicht mehr ein festes Rohr, sondern einen dünnen leicht zerreißbaren Schlauch darstellt. Im Epithel macht sich eine regressive Metamorphose geltend, die Zellgrenzen werden undeutlich bis unsichtbar. Die Zellsubstanz schwindet allmählich. Die Kerne rücken gegen die Basis. Das noch vorhandene Plasma nimmt eine detritusähnliche Beschaffenheit an. Solche Erscheinungen sind schon bei anderen Würmern beobachtet worden. Sie scheinen mit der Geschlechtstätigkeit im Zusammenhange zu stehen. Später wird wohl der Darm durch die übrigbleibenden Kerne wieder regeneriert.

e) Nach dem Abdomen zu gewinnt der Darm wieder das bekannte Aussehen; jedoch mit Modifikationen, daß man eben einen besonderen abdominalen Darmteil unterscheiden kann. Das Lumen zeigt nicht mehr kreisförmigen Querschnitt, sondern elliptischen mit dorsal-ventral längster Achse. Das Epithel ist wiederum gefaltet, aber nicht mehr so wie am Beginn in Wülsten, die nur zwischen einander eine durch Zilien erfüllte Furche freilassen. Diese Falten kann man wohl Papillen nennen. Nur ventral erreichen zwei bedeutende Ausdehnung, zwischen sich die ventrale Darmrinne freilassend, die man übrigens bis nahe an den Ösophagus hin verfolgen kann (Textfig. 31). Die Zusammensetzung des Epithels ist die gewöhnliche. Je weiter nach dem After zu, desto mehr wird die elliptische Form des Querschnitts erreicht: die Papillen finden sich nur an der dorsalen Seite, während die lateralen davon frei bleiben. Die Darmrinne gewinnt an Tiefe. Nun kommen zahlreiche Mesenterien hinzu, besonders dorsale und Dissepimente, wodurch die einzelnen Segmente voneinander ge-

gliedert werden und die den Darm in seiner Lage in der Leibeshöhle erhalten. Je näher der Darm dem After kommt, desto mehr rundet sich der Körper ab, desto runder wird auch der Darmquerschnitt. Allmählich geht das Darmepithel in die Körperepidermis über. Der After ist ventral gelegen. Seine Öffnung wird



Textfig. 31. Wimperrinne des abdominalen Darmes. Vergr. 390.

durch die Borsten der letzten Parapodien frei von Schleim und Schlamm gehalten.

Der Querschnitt eines regenerierten Enddarmes zeigt ähnliche Verhältnisse wie die geschilderten, nur herrscht ein Überwiegen der drüsigen Elemente. Die Darmrinne ist breiter, aber nicht so tief. Papillen sind nur in spärlicher Zahl vorhanden.

Ehlers (17) beschrieb den Darm der Borstenwürmer im allgemeinen, ohne auf dessen histologische Details einzugehen. Claparède (7) macht schon auf Modifikationen des Darmes aufmerksam. Vejdovsky (103) schildert die einzelnen Zellelemente bei Sternaspis, Eisig (24) bei den Capitelliden. Sicher kann man wohl annehmen, daß das Darmepithel der Polychaeten überhaupt so gestaltet ist, wie es von den genannten Autoren bei den ihnen bekannten Würmern und im vorhergehenden von Fl. dipl. angegeben wurde. Von Interesse wäre es jedoch, bei den einzelnen Gruppen der Polychaeten die Verschiedenheit nachzuweisen, je

nach der Lage im Körper und der Entwicklungsperiode des Tieres, ob geschlechtsreif oder nicht. Über die Schlammaufnahme bei anderen Polychaeten habe ich in der Literatur nichts gefunden, ebensowenig über die Sekretion der Darmdrüse und Abschnürung der Zellenden und deren Auflösung. Das tryptische Ferment ist bisher nur bei Oligochaeten nachgewiesen worden. Durch den von mir beschriebenen Versuch wurde gezeigt, daß es auch bei Polychaeten vorkommt. Allgemeine Schlüsse lassen sich natürlich erst tun, wenn Versuche bei einer ganzen Reihe schlammfressender Polychaeten angestellt wurden.

7. Nahrung, Verdauung, Fäzes.

Die Nahrung von Fl. dipl. ist der Schlamm, auf dem er lebt. Dieser Schlamm ist reich an organischen Substanzen. Wie er aufgenommen wird, wurde schon im Kapitel von Rüssel gesagt. Mit dem Schlamm wird zugleich Seewasser ins Innere des Darmes gestrudelt, gleichzeitig gelangt das Sekret der lateralen Schleimdrüsen hinein. Als erstes Darmsekret können wir das der Drüsen, des Rüssels und des Ösophagus betrachten. Peristaltische Bewegungen und die Zilien treiben den Nahrungsstrom durch das Darmlumen weiter. Immer mehr Sekrete kommen hinzu, da die Darmwand immer reicher an Drüsenzellen wird. Eine Untersuchung der ausgeschiedenen Sekrete ergibt, daß sie ein tryptisches Ferment enthalten, wie es beim Regenwurm beobachtet wurde. Zum Nachweis hiervon wurde FREDERICGS (15) Experiment angewendet. Der Darmteil, dessen Wände dem Magen gleichen, wurde nebst dem Magen fein zerschnitten. Diese Masse wurde in 96%igen Alkohol gebracht. Dann wurde der Alkohol abgegossen und der Rückstand an der Luft getrocknet und hernach mit Wasser ausgezogen. Das erhaltene Ferment verdaut Eiweiß und zwar bei alkalischer Reaktion stärker als bei saurer. Man muß sich nun vorstellen, daß durch dieses Ferment die organischen Stoffe des Schlammes in den Zustand gebracht werden, damit sie von den Darmzellen aufgenommen werden können, speziell von dem Darmteil, der auf den Magen folgt. Die erste Verarbeitung der Nährstoffe geschieht in den Zellen zu sogenannten Nahrungsballen. Der aufgeschnittene frische Darm eines Wurmes zeigt in Seewasser untersucht ein Heraustreten dieser Ballen aus dem Zellinnern. Sie sind stark lichtbrechend und fetthaltig. Manche zeigen eine feine Körnelung. Im Zustande des Heraustretens sind sie an einem Ende zugespitzt, runden sich

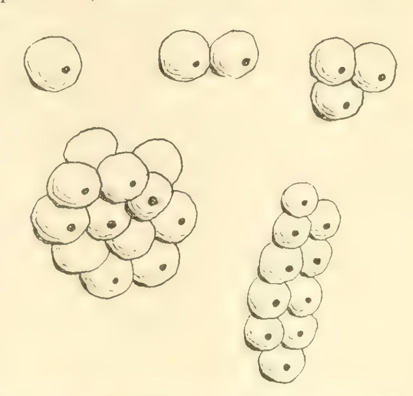
jedoch bald ab. Die Flimmerung dauert noch lange bei geöffnetem Darme fort, so daß man eine Bewegung der Nahrungsballen durch die Zilien beobachten kann. Eine Untersuchung des Schlammes hinsichtlich auf die erhaltenden organischen Substanzen aus den verschiedenen Teilen des Darmes ergab, daß der Schlamm im Rüssel bedeutend reicher daran ist als der im abdominalen Darm. Wenn das Tier in Ruhe ist, so werden die Fäzes kontinuierlich entleert. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Nahrung durch den Darm geht, wurde auf 8—10 Stunden gemessen und zwar bei einem Tiere, das aus einem Aquarium mit Schlammgrund in ein solches mit feinen Steinen gebracht wurde. Nach 8 Stunden wurden die ersten Steinchen entleert, nach 10 Stunden bestanden die Fäzes nur daraus.

8. Die lateralen Speicheldrüsen.

Diese Organe stehen in naher Beziehung zur Nahrungsaufnahme, und somit zum Darmkanal. Sie sind bei einer Reihe Würmer gefunden worden, doch wurde ihnen nie die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt. Eisig (25) gibt als erster bei den hämophilinen Schlunddrüsen von Ichthyotomus eine genaue Darstellung dieser Organe. Den Speicheldrüsen von Fl. dipl. kommt insofern Selbständigkeit vom Darmsystem zu, als sie weder in den Schlund noch Rüssel, sondern an der Kopfbasis ausmünden. Schon dieses eigentümliche Verhalten läßt darauf schließen, daß ihr Sekret nicht die Aufgabe hat, unmittelbar in den Darm zu gelangen und die Verdauungstätigkeit zu beeinflussen, sondern vielmehr die, der Nahrung schon vorher beigemengt zu werden.

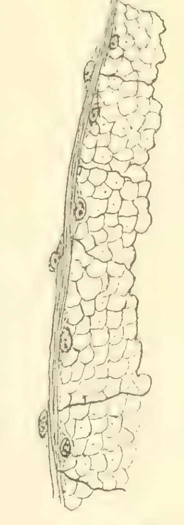
Es sind zwei Paar solcher Drüsen vorhanden, primär weitere und sekundär engere, je auf die beiden Seiten verteilt und miteinander verwachsen. Ihre Lage zu den andern Organen wechselt. Im Kopf liegen die sekundären Drüsen ventral der primären. Beide haben die Form von Schläuchen. Sie nehmen nach innen an Durchmesser zu und enden blind. Am hinteren Ende werden sie durch die übrigen Organe abgeplattet, am Kopfende ist nur für einen spaltförmigen Querschnitt Raum genug vorhanden. Dort, wo der Rüssel in den Ösophagus übergeht, hat der primäre Schlauch einen Durchmesser von 2½ mm, der sekundäre von ½ mm (Textfig. 36). Die Länge beträgt bei einem 10 cm langen Wurme 6 cm. Im Kopf werden die Schläuche lateral und dorsal durch die Stammesmuskulatur begrenzt, ventral durch den Schlund. Geschieden werden die beiden Paare durch den

Rückensinus. Die Drüsen werden im Thorax weder durch Mesenterien noch durch Dissepimente, sondern allein durch die anderen Organe in ihrer Lage erhalten. Frische, in Seewasser untersuchte Schläuche zeigen folgenden Bau: Außen liegt eine homogene Schicht, die nur spärlich Muskelfasern trägt. Im Innern erblickt man ein Fachwerk, in denen glänzende Kugeln lagern, die durch einen Druck auf das Deckglas heraustreten. Schneidet man einen Schlauch der Länge nach auf, so erblickt man eine Fläche, die von lauter solchen Kugeln bedeckt ist (Taf. VII, Fig. 4). Sie liegen auf einer Schicht feinkörnigen Plasmas, in dem auch einzelne Kerne lagern. Da diese Kugeln nie in einem Darmabschnitt gefunden wurden, so ist anzunehmen, daß nicht sie selbst, sondern ihr Verflüssigungsprodukt das Sekret darstellt, das der aufgenommenen Nahrung zufließt. Zuweilen erblickt man aus dem Fachwerk nicht nur einzelne Kugeln, sondern ganze Pakete heraustreten (Textfig. 32). Von Interesse ist es, auf Flächenpräparaten eine spiralige Anordnung der Zellen zu beobachten. Die Kugeln sind stark lichtbrechend, mit Osmiumsäure schwärzen sie sich. Manche zeigen eine feine Körnelung, die meisten tragen ein Knöpfchen oder Tröpfchen an ihrer Oberfläche. Diese sind nicht mit den Kugeln verwachsen. Ich deute sie als Beginn der Verflüssigung der Kugeln, zu dem sie in verschiedenen Größen auftraten. Man hat den Eindruck einer Glaskugel mit glatter, fettiger Oberfläche, auf der sich Wassertropfen bewegen.



Textfig. 32. Zellprodukte, die aus den Speicheldrüsen heraustreten. Vergr. 540.

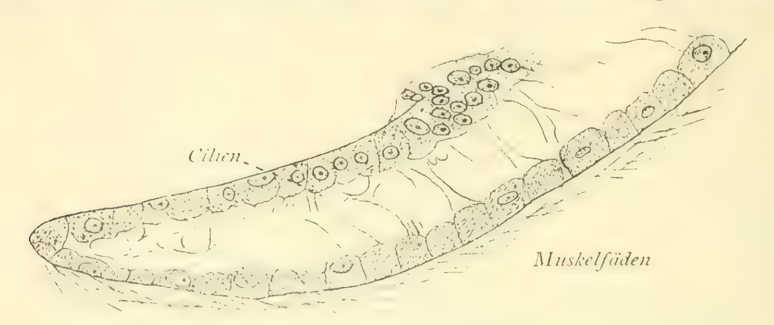
Ein verändertes Bild zeigt der Querschnitt (Textfig. 33). Zu äußerst wird das Organ von einer starken, bindegewebigen, Kerne enthaltenden Membran begrenzt. An ihrer Innenseite liegt eine ganz feine Schicht Plasma mit großen, runden oder ovalen Kernen. Ihr



Textfig. 33. Speicheldrüse, Querschnitt.

Nukleolus liegt exentrisch, die chromatische Substanz ist randständig. Auf das Plasma folgt nach innen zu eine schwach gefärbte Schicht, die von den vorhin erwähnten Kugeln herrührt. Durch Fixierung leiden die Sekrete. Man kann leicht die Pakete voneinander unterscheiden, da sie durch bindegewebige Leisten, die mit der äußeren Membran zusammenhängen, voneinander getrennt sind. In den Paketen sieht man kleine und große Kugeln, erstere sind dem Plasma zugekehrt.

Längsschnitte bieten dasselbe Bild. Nach dem vorderen Ende zu verdickt sich die Membran. In einem engen Kanal,



Textfig. 34. Querschnitt durch das vordere Ende einer Speicheldrüse. Vergr. 540.

der Zilien trägt, die vermutlich zum Herausstrudeln des Sekrets dienen, münden die Drüsen an der Kopfdecke nach außen (Textfig. 34).

Das Plasma an der Basalmembran scheint die Bildungsstätte der Sekretkugeln zu sein. Nährstoffe werden den Drüsen durch ein weites ventral gelegenes Blutgefäß zugeführt.

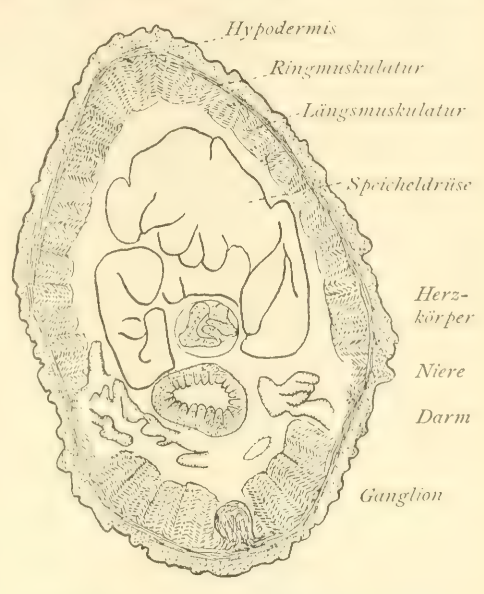
Die lateralen Speicheldrüsen sind hinsichtlich ihres Baues und ihrer Funktion von den Annelidenforschern sehr stiefmütterlich behandelt worden. Durch Müller sind sie zuerst bekannt geworden. Jourdan (54) widmet den Speicheldrüsen von Fl. dipl. nur einige Zeilen ohne ihren Bau nur einigermaßen zu skizzieren. Beobachtungen daran am lebenden Tier sind gar nicht angestellt. Wenn sich auch die hämophilinen Schlunddrüsen bei Ichthyothomus wesentlich von den Speicheldrüsen von Fl. dipl. unterscheiden, so scheinen sie doch analoge Organe zu sein, und Eisig gebührt das Verdienst, als erster auf die Wichtigkeit dieser Organe aufmerksam gemacht und eine genaue Darstellung ihrer Elemente gegeben zu haben.

9. Zentrales Nervensystem.

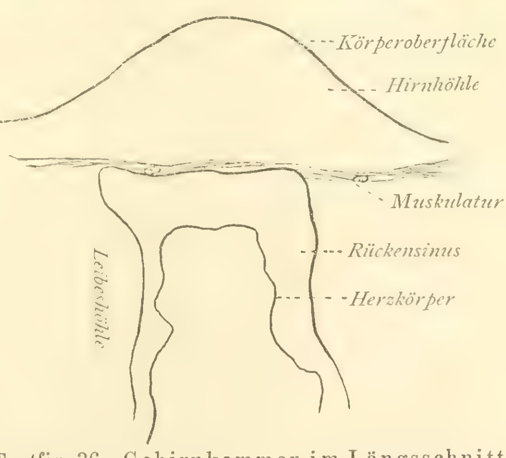
a) Das Gehirn.

Dem herrschenden Gebrauch folgend verstehe ich darunter das obere Schlundganglion oder besser die oberen Schlundganglien, da ja zwei miteinander vereinigt sind.

Das Gehirn liegt in der Höhle des Prostomiums. Wir nennen sie Kopfganglienkammer. Sie wird durch Muskelbündel der Längsmuskulatur des Stammes von der Höhle des Mundsegmentes abgegrenzt. Dazu tritt als basale Platte das vordere Ende des Herzkörpers (Textfig. 36). Die Kopfganglienkammer ist demnach nur als ein besonderer Teil der allgemeinen Leibeshöhle aufzufassen. Auch ist sie keineswegs vollständig von ihr abgeschlossen, sondern sie steht durch Öffnungen, durch welche die Schlundringkomissuren treten und durch Spalten der Muskulatur, die hier ebenso wie sonst vorhanden sind, mit ihr in Kommunikation. In seiner Lage wird das Gehirn durch Muskulatur, Bindegewebe und Gehirnnerven erhalten. Sein Durchmesser beträgt bei einem 10 cm langen Tiere etwa 2 mm. Die Größe ist abhängig von der Größe und dem Alter des Tieres.



Textfig. 35. Querschnitt durch den Thorax. Vergr. 15.



Textfig. 36. Gehirnkammer im Längsschnitt.

Histologischer Bau.

Eingehüllt werden Gehirn und die anderen Nervenknoten durch bindegewebiges Neurilemma. Das setzt sich aus zwei Membranen zusammen. Die äußere hat mehr zelligen, die innere mehr kutikularen Charakter. Die erste gehört dem die übrigen Organe der Leibeshöhle auskleidenden Peritoneum an. Die Ausdehnung ist sehr verschieden. Meist ist die Dicke außerordentlich gering. Um die zahlreichen Kerne liegen Plasmaansammlungen mit vielen Vakuolen. Noch feiner ist das Innere Neurilemma, das mit dem äußeren nur lose, mit der Gehirnmasse dagegen sehr innig verbunden ist. Es sendet Fortsätze ins Innere der Nervenmasse zwischen Zellen und Fasern. Im Bauchstrang ist es viel stärker entwickelt als im Gehirn. Hier kann man auch Kerne darin bemerken, aus denen man auf einen zelligen Bau beim scheinbar kutikularen Charakter desselben schließen kann.

Dem Neurilemma dicht anliegend folgt die aus Fasern und Zellen sich aufbauende Gebirnmasse. Die Verteilung der Fasern und Zellen kann man am besten auf Schnittserien verfolgen. Es seien nun im folgenden einige Schnitte zu besprechen vom vordersten Punkte der Gehirnhöhle bis zur Auflösung des Gehirns in die Schlundganglien. Vorweg sei erwähnt, daß bei einem Längsschnitt in der Hauptsache nach die Zellen mehr distal, die Fasern mehr basal liegen, natürlich treten Modifikationen auf. Dem Gehirn sind vier Augen aufgelagert, und zwar liegt das ventrale Paar distaler als das dorsale.

Der Schnitt, welcher durch den Äquator der ventralen Augen geht, schneidet das distale Ende der dorsalen. Man sieht Bezirke großer Ganglienzellen, die durch Neurilemma voneinander getrennt sind. Ihre Fortsätze sind dem Auge zu gerichtet. Ein Schnitt, welcher durch die Äquatorebene der dorsalen Augen führt, trifft die ventralen basal. Man sieht die Neurilemmaplatten, die fast senkrecht zueinander stehen und die Augen voneinander trennen. Dazwischen nach dem Pigment der Augen hin liegen große Ganglienzellen.

Taf. VII, Fig. 5. Der Schnitt zeigt das Gehirn in seiner größten Flächenausdehnung. Dieses ist die Gegend der meisten Ganglienzellen. Doch tritt schon eine Gliederung in Zellen und Fasern auf. Man kann verschiedene Zellhaufen von Fasersträngen unterscheiden. Wir erblicken einen zentralen Zellkomplex, zwei laterale, einen dorsalen und einen ventralen. Letztere lassen sich in einen rechten und linken gliedern. Diese Zellhaufen bestehen aus Zellen von riesiger

Größe und solchen von kleinsten Dimensionen. Die Fasersubstanz zeigt in der Mitte punktförmiges Aussehen, was darauf deutet, daß die Fasern hier senkrecht geschnitten sind. Faserzüge treten in dieser Gegend folgende auf: Zur Muskulatur des Kopflappens, zu den nervösen Organen an dessen ventraler Seite — Wimperorgane — zu dem Sinnesepithel in den Fühlern. Und zwar kommt der erste Zug aus dem dorsalen Zellkomplex, der zweite und dritte aus dem lateralen, der letzte aus dem ventralen.

Die Verteilung von Zellen und Fasern wird immer regelmäßiger, derart, daß die Zellen vollständig aus dem Innern an den Rand rücken und das Innere nur von Fasermasse eingenommen wird. Einige Schnitte tiefer ist der zentrale Teil vollständig frei von Zellen. Die Zellage wird immer dünner, so daß sie zuletzt nur noch durch eine Zellreihe dargestellt wird (Taf. VII, Fig. 6). Die Kommissuren, welche vom Gehirn ausgehen, bauen sich, abgesehen von dem sie durchdringenden Neurilemma nur aus Fasern auf, die keinerlei Unterschiede von den später zu besprechenden Bauchstrangkonnektiven zeigen. Erst ganz nahe am unteren Schlundganglion tritt ein Belag von Ganglienzellen dazu. Eine Nebenkommissur wie bei anderen Würmern findet man nicht. Die Hauptkommissur begibt sich, den Ösophagus umfassend, schräg nach hinten und verläuft frei in der Leibeshöhle. Ihr Austritt aus dem Gehirn erfolgt im ventrallateralen Zellhaufen.

b) Das untere Schlundganglion kommt, soweit es nur aus Fasern gebildet wird, durch Vereinigung der beiden vorhin erwähnten Kommissuren zustande. Um diese Fasern gruppieren sich Zellen in ähnlicher Weise, wie in den hernach zu besprechenden Ganglienknoten. Je näher die Kommissuren einander kommen, destomehr häufen sich die Ganglienzellen; und schließlich bei Vereinigung der Stränge zu einem Faserstrang schließen sie sich zu einem neuralen und seitlichen Komplex zusammen. Hämal treten nur vereinzelt Zellen auf. Von den Ganglienzellen treten Fibrillen in den Zentralstrang. Und wie hier die Fasermasse aus einem aus dem Gehirn kommenden Strange und dem dazu kommenden Fibrillen der Zellen gebildet wird, so ist es von nun an in allen Ganglienknoten. Das untere Schlundganglion liegt frei in der Leibeshöhle und übertrifft alle anderen an Größe. Am lebenden Tiere erscheint es seitlich eingekerbt. Dieses rührt von den kräftigen Wurzeln der abgehenden Seitennerven her. Sie bieten in ihrem Innervationsverhältnis keinerlei Abweichungen von den beiden anderen Knoten des Stranges (Taf. VII, Fig. 7).

c) Der Bauchstrang durchzieht als kontinuierliche Fortsetzung des unteren Schlundganglions den Körper von Fl. dipl. vom drittem bis zum letzten Körpersegment. Er folgt einer strengen segmantalen Anordnung. Jedes Segment enthält je zwei zu einem Knoten verschmolzene Ganglien. Und zwar kommt die Ganglienkette in einer Furche der Längsmuskulatur zu liegen, so daß die Spinalnerven zwischen Längs- und Ringmuskulatur verlaufen. Außer im Abdomen ist der Strang durch kein Mesenterium mit dem Darm verbunden. Bindegewebe, die nahen Muskelzüge der Längsmuskulatur und die erwähnten Spinalnerven erhalten die Ganglienkette in ihrer Lage. Man könnte den Raum, welchen er einnimmt, Bauchstrangkammer nennen.

Der Bauchstrang hat im Bereiche der Konnektive einen runden bis elliptischen Querschnitt mit dorsal-ventral größter Achse; im Bereich der Ganglien ist der Querschnitt elliptisch mit lateral größter Achse. Nach dem Körperende zu werden die Ganglienquerschnitte kreisförmig. Der Übergang vom Konnektiv zum Ganglion ist ganz allmählich; daher bieten die Ganglien von oben gesehen spindelförmiges Aussehen. Der Durchmesser der Ganglien und Konnektive ist im Thorax etwas größer als im Abdomen. Er beträgt dort $1\frac{1}{2}$ mm, hier $\frac{1}{2}$ mm (Taf. VII, Fig. 9).

Nach der Verschmelzung der Schlundkommissuren zu einer Fasermasse im unteren Schlundganglion beginnen sie gleich hinter diesem Ganglion wieder auseinanderzutreten, indem sich eine starke Falte Neurilemma ventralwärts hineinzieht, die ursprüngliche Zweiteilung zunächst andeutet, dann vollständig durchführt. Dieser Prozeß vollzieht sich bis ins Abdomen hinein. Sind die Schnitte durch Konnektive geführt, so haben wir stets zwei, sind solche durch Knoten geführt, so haben wir nur einen Faserstrang vor uns. In den Konnektiven des Thorax erreicht das Neurilemma oft bedeutende Ausdehnung, während es in dem des Abdomens nur eine feine Platte darstellt. Von einem Neurilemmafachwerk, wie es bei verschiedenen anderen Anneliden beobachtet wurde, ist niemals etwas bemerkt worden. In den Ganglienknoten, wo die Verbindung der Fasern und Zellen erfolgt, und die Spinalnerven abgehen, muß natürlich das Neurilemma bedeutend zurückgedrängt werden. Auch im Bauchmark besteht das Neurilemma aus zwei Blättern, einem äußeren mit blasiger Struktur, dem Muskelfasern und Kerne anliegen können und einem inneren von homogener Struktur, das Fortsätze zwischen die Zellen und Fasern sendet. Da die Verästelung des inneren Neurilemmas einen sehr

großen Grad von Feinheit erreicht, ist es oft schwierig, sie von den Fasern zu trennen. Das Neurilemma des Stammes geht auch auf die Spinalnerven über. Kerne treten nur vereinzelt auf.

Die Ganglienmasse findet sich nach Vorstehendem hauptsächlich in den Knoten und bildet hier einen mehrschichtigen Belag der seitlich übergreift und hämal nur wenige Zellen aufweist. Für diesen Zellbelag ist der Ausdruck Haube gebräuchlich. Da, wo die Spinalnerven abgehen, ist natürlich eine Unterbrechung in der Zellmasse. Die mittleren Seitennerven sind die stärksten Auch die Konnektive senden Seitennerven aus, jedoch von viel geringerem Durchmesser. Die Ganglienzellen sind hinsichtlich ihrer Form sehr verschieden. Die in der Peripherie liegenden sind meist birnenförmig. Die Größe schwankt zwischen 3 und 16 μ. Das Plasma läßt eine feine Körnelung und feinste Fasern unterscheiden. Die Kerne erscheinen als Bläschen mit deutlicher Hülle. In den großen Zellen haben sie das für die Ganglienzellen charakteristische helle Aussehen, in kleineren erscheinen sie mehr granuliert, da neben dem Nucleolus noch eine große Zahl kleiner Körnchen zerstreut vorkommt. Die Kernmembran ist nicht an allen Stellen gleich, insofern sie dort, wo der exzentrisch liegende Nucleolus liegt, am schwächsten ist und von hier nach der entgegengesetzten Steite an Stärke zunimmt. Farbstoffe nimmt sie intensiv auf. Chromatin ist in den Kernen nur sehr wenig vorhanden, stets ist es wandständig. Durch Fäden wird es mit dem Nucleolus verbunden. Zwei Kerne sind in einer Zelle nie beobachtet worden; wo es einmal so erschien, stellte es sich später als Täuschung am Schnitte heraus. Die Größe der Kerne nimmt nicht proportional mit derjenigen der Zelle ab; so haben wir also in kleineren Zellen relativ größere Kerne. Die Ganglienzellen sind ausnahmslos mit Fortsätzen versehen. Denn wenn auch Schnitte Zellen ohne Fortsätze zeigen, so ist es doch wahrscheinlich, daß sie beim Schneiden angerissen wurden. Durch Mazerieren gewonnene Zellen, wie sie Taf. VII, Fig. 8 darstellt, zeigen immer Fortsätze. Es ist nicht wahrgenommen worden, daß sich die Fortsätze in die Fasern des Zellinneren erstrecken. Neben den großen Zellen, welche Riesenzellen genannt werden, fehlt es auch nicht an Zwergen. Dies sind runde oder elliptische Gebilde, welche in den zentralen Partien der Ganglien bald einzeln, bald nesterweise auftreten. Auch in den Faserzügen findet man sie gelegentlich. Ihre Größe ist außerordentlich gering. Sie sind stets multipolar und haben nur wenig plasma-

tischen Inhalt. Sie werden als Körnchen bezeichnet aus Analogie zu ähnlichen Elementen des Nervensystems höherer Tiere.

Die Nervenfasern lassen sich stets als parallele Züge erkennen. Ihre Dicke schwankt vom unmeßbaren bis $^1/_3$ mm. Sie zeigen ein gleichmäßiges fadenförmiges Aussehen, können aber auch wellig verlaufen und durch Kerne oder Körner unterbrochen werden. In den Ganglien tritt uns neben den Faserzügen noch ein Maschengewebe entgegen, das aus Fibrillen besteht, die sich nach allen Richtungen hin verzweigen und vereinigen und so nach Art des Schwammgerüstes Hohlräume frei lassen, in denen die Körnchen mit ihren Fortsätzen sitzen oder Sekrettröpfchen sich finden. Besonders frische Präparate zeigen sehr schön diese Sekrete, auf Schnittpräparaten sind sie nicht zu sehen. Der Durchschnitt der Fibrillen in Ganglienknoten bildet die fibrillare Punktsubstanz, wie sie von Leydig genannt wird. Der Zusammenhang der einzelnen nervösen Elemente ist folgender:

1. Es hängen Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen miteinander zusammen.

2. Es hängen Ganglienzellen mit den Nervenfasern zusammen.

3. Es hängen Ganglienzellen mit den Körnern zusammen.

4. Es hängen Fasern mit den Körnern zusammen.

5. Es hängen Körner mit Körnern zusammen.

Dadurch entsteht die Möglichkeit der Verknüpfung aller das Nervensystem aufbauenden Elemente. Wie es kaum möglich ist Klarheit zu erhalten über die Verbindung der angegebenen Elemente im Aufbau eines gegebenen Abschnittes, so ist es noch viel weniger möglich, ihre Gesamtbeziehungen zum ganzen System zu erkennen. Schnitte und Überlegungen zeigen folgende Resultate: Die Marksubstanz zieht in Form von zwei Kommissuren, wie oben dargetan wurde, vom Gehirn nach dem unteren Schlundganglion und bildet hier den Anfang der Fasermasse, die von nun an den ganzen Bauchstrang durchsetzt. Darin haben wir das Glied vor uns, daß die Kontinuität zwischen Gehirn mit den vornehmsten Sinnesorganen einerseits und der Bauchkette andererseits vermittelt. Reize auf Sinnesorgane, z. B. die Fühler, oder auf irgend ein Körpersegment erweisen durch die daraufhin stets eintretenden Bewegungen diesen Befund. Längsschnitte, die durch mehrere Segmente verlaufen und den Nervenstrang treffen, zeigen

auch die Kontinuität. Man sieht in gestrecktem Verlaufe Nervenfasern bald Ganglienknoten, bald Konnektive durchsetzen. Dieser Faserstrang bildet auch zum Teil das Material zu den später zu besprechenden Spinalnerven. Es entsteht hierbei jedoch die Frage, ob sich nicht die dem Gehirn entstammende Fasermasse erschöpft, resp. wie sie erneuert wird. Der größere Teil der Zellen in den Ganglienknoten sendet seine Fortsätze in die Markmasse. Längsschnitte zeigen, daß man in jeden Knoten drei resp. vier Etagen von Zellkomplexen unterscheiden kann. Zwischen ihnen verlassen die Spinalnerven das Ganglion (Taf. VII, Fig. 10). Durch die Fortsätze der Zellen entsteht eine Markverstärkung. Und zwar senden die neural-zentral gelegenen Zellen ihre Fortsätze dorsalwärts, ebenso die neural-lateralen. Die hämal-lateralen senden die Fortsätze ventralwärts. Hierdurch entsteht eine Kreuzung der Faser. Im Mark eines Konnektivs jedes Ganglions haben wir also Faserelemente des Gehirn-Schlundringes, des vorhergehenden Ganglienknotens und seines eigenen Knotens vor uns. Welchen Anteil die Elemente am ganzen Bau haben, können wir nicht einmal vermuten.

Die Spinalnerven nehmen ihren Ursprung in den Ganglienknoten und zwar führen jederseits die Stränge aus dem Mark und den seitlich hämal liegenden Zellen hinein. Außerdem erhalten sie noch Fasern aus dem vorhergehenden Knoten und aus dem Strange, der zum Gehirn führt. In der Struktur stimmen sie wesentlich mit den Konnektiven überein. Nur selten liegen in ihnen Kerne und Körnchen. Über das Verhalten des Neurilemmas ist schon weiter oben berichtet worden. Während die Spinalnerven in ihrem ersten Verlauf sich zwischen Ring- und Längsmuskulatur halten, senken sie sich später immer tiefer in die Ringmuskulatur hinein, so daß sie zwischen Muskularis und Epidermis zu liegen kommen. Hier gehen ihre Fibrillen an die basalen Enden der Faden- und Plasmazellen und an die Zirren. Andere verknüpfen sich mit den Muskelfasern. In den Spinalnerven verlaufen also sensible und motorische Nerven nebeneinander.

Das Nervensystem des regenerierten Schwanzendes zeigt eine ähnliche Zusammensetzung von Zellen und Fasern wie das des normalen. Nur liegen die Kerne viel dichter. Die Faserzüge bieten ein viel kompakteres Aussehen, da es weder in den Fibrillen noch im Neurilemma zu so zahlreichen Verästelungen kommt. Das äußere Neurilemma zeigt zahlreiche Kerne. Man

kann überhaupt in diesen Ganglien ein Überwiegen der Kernmasse zur Fasermasse konstatieren.

Dem Nervensystem der Polychäten ist schon wiederholt genaue Beachtung geschenkt worden. EHLERS (17) schildert es ganz allgemein, während CLAPARÈDE (7) schon begann die einzelnen Elemente histologisch zu erforschen. Eine genaue Kenntnis des Nervensystems der Capitelliden verdanken wir EISIG (24). Er fand z. B. bei Dasybranchus, daß dessen Gehirn aus Ganglienpaaren besteht, ein Fall, der sich einzig in der Annelidenklasse findet. VEJDOVSKY (103) studierte das Nervensystem der Oligochäten. JOURDAN (54) gibt eine kurze Beschreibung des Nervensystems von Fl. dipl., ohne den Zusammenhang der einzelnen Teile anzugeben. Ihm sind auch die Körnchen unbekannt geblieben und die im Neurilemma resp. den Ganglienknoten vorkommenden Sekrettröpfchen, die frisches Material zeigt. Da die Lage des unteren Schlundganglions im zweiten Segment statthat, stimmt Fl. dipl. mit den meisten Anneliden überein. Nach GRUBE und EHLERS gibt es eine Reihe Würmer, z. B. Goniada, Amphinomiden, Naideen, bei denen die Vereinigung der Schlundkommissuren in einem anderen Segment vor sich geht. Charakteristisch für Fl. dipl. ist auch die Lage der Ganglienkette zwischen der Längsmuskulatur und der Verlauf der Konnektive zwischen den beiden Muskelschichten. Damit stimmt Fl. mit Terebella überein. Die Topographie des Bauchstranges ist innerhalb der Anneliden sehr variabel, insofern Ganglienknoten oder Spinalnerven fehlen können, wie CLAPARÈDE und VEJDOVSKY zeigen. Neurochorde, wie sie von SPENGEL, EISIG, ROHDE, EHLERS bei einigen Anneliden beschieben wurden, fehlen Fl. dipl.

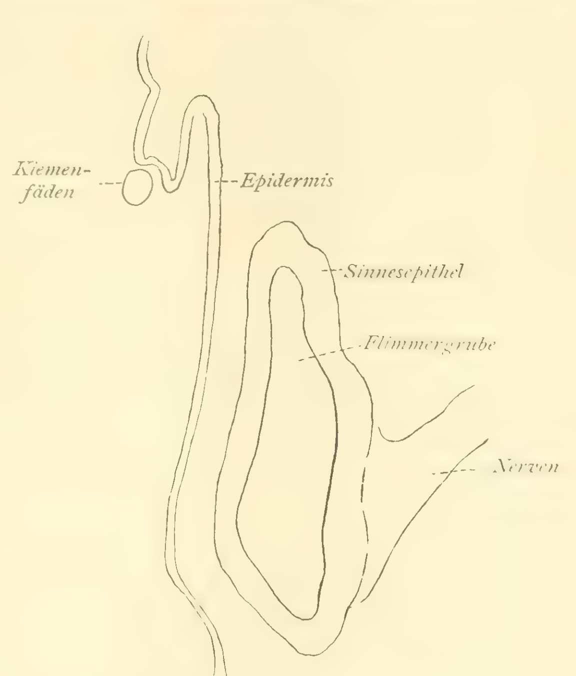
10. Die Sinnesorgane.

Von den Sinnesorganen sind Fühler und Zirren von JOURDAN einer genaueren Untersuchung unterzogen worden. Es sei darum hier nur auf jene Arbeit verwiesen. Nachzutragen ist, daß beim Einziehen der Fühler zugleich ein spiraliges Zusammenlegen erfolgt. Die auf den Parapodien stehenden Zirren sind in Spiralen zueinander geordnet.

An der Ventralseite des Kopfes sind auf den meisten vorspringenden Punkten, besonders auf den lippenartigen Fortsätzen der Kopfdecke Partien mit nervösen Elementen. Ihrer Form nach kann man sie Sinneshügel oder Sinnesgruben nennen (Taf. VII, Fig. 12).

Der histologische Bau ist in beiden gleich. Die Zellen ähneln dem Sinnesepithel der nachher zu besprechenden Flimmergruben. Die basalen Enden laufen in den Nervenstrang aus, der in die Fühler zieht.

Sinneshügel und Sinnesgruben sind von Eglers (17) und Claparède (7) bei Glycera, Polynoe, Nereis Anphycteniden, von Eisig (24) bei Capitelliden beobachtet worden. Seitenorgane, wie sie bei Polyophthalmus und den Capitelliden vorkommen, hat Fl. nicht. Diese Organe scheinen durch die Zirren vertreten zu sein.



Textfig. 37. Flimmergrube.

a) Die Wimperorgane.

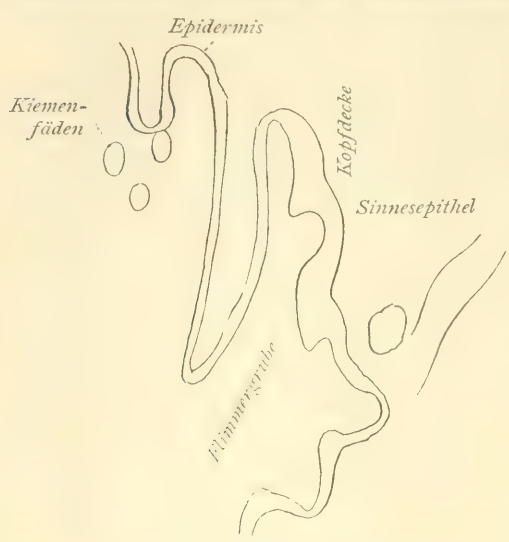
An der lateral-ventralen Seite der Kopfdecke liegt ein paariges Organ, dessen Wände dicht mit Wimpern besetzt sind. Der Bau dieses Organs sei, um über die Größe und Lage Klarheit zu bringen, an einigen Querschnitten geschildert.

1. In der Gegend der Kopfdecke, wo sich der Rüssel vollständig in seine drei Lippen geteilt hat, liegt nahe am lateralen Rande eine Zellanhäufung, deren Elemente der Epidermis entstammen. Muskulatur umgibt sie in feinen Fasern, es ist die Basis des Organs (Taf. VII, Fig. 11).

2. Die Zellen rücken auseinander, es entsteht ein feiner Spalt, in dessen Lumen Wimpern ragen.

3. Die Wände des Spaltes rücken immer weiter auseinander, so daß ein rechteckiger bis elliptischer Hohlraum entsteht. Die Kommissuren der Schlundganglien senden einen Faserstrang zu dem Organ (Textfig. 37).

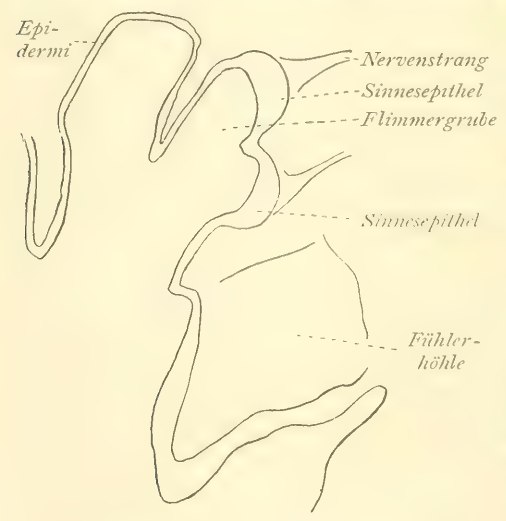
4. Mit dem Wachsen des Lumens geht seine elliptische Regelmäßigkeit verloren, es entstehen Ein- und Ausbuchtungen. Dies erfolgt in der Gegend, wo sich die Kopfdecke in die Kiemenfäden beginnt aufzulösen (Textfig. 38).



Textfig. 38. Flimmergrube.

5. Es bildet sich ein Spalt, durch den das Lumen mit dem von den Borsten eingeschlossenen Raume kommuniziert. Dieser Spalt liegt ventral-lateral.

6. Der Spalt wird immer weiter. Die Wimperung, welche den ganzen Querschnittsrand bedeckte, zieht sich auf eine dorsale und eine seitlich zentral gelegene Partie in Form einer grubenartigen Einsenkung zurück (Textfig. 39).

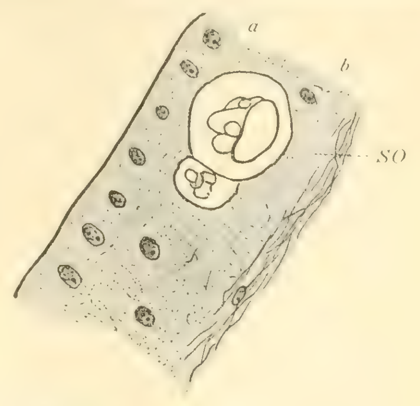


Textfig. 39. Flimmergrube.

7. Diese Gruben nehmen an Durchmesser ab. Von der lateralen Wand ist nur noch ein Zapfen übriggeblieben, der auch bewimpert ist. Er wird immer kürzer und verschwindet zuletzt ganz.

Über den feineren Bau (Taf. VII, Fig. 13) läßt sich am frischen Objekt nichts erkennen. Wir müssen hier wieder zu Schnitten unsere Zuflucht nehmen. Als innerer Belag des Organs findet sich eine Schicht Peritoneum. Darauf folgen Muskelfasern, die aus der Ringmuskulatur des Stammes herkommen.

Nach innen zu liegt ein Netz von Nervenfibrillen, die aus der Schlundringskommissur stammen. Sie treten an Sinneszellen heran. Diese bestehen aus einem spindelförmigen Abschnitt mit Kern, der sich stark tingiert. Nach dem Lumen zu geht der spindelförmige Abschnitt in einen plasmatischen Kegel über, welcher sich in eine große Zahl Sinneshaare auflöst. Zwischen diesen Sinneszellen liegen zylindrische, plasmatische Stützzellen mit großen runden Kernen. Diese Zellen reichen nicht bis ganz an die Cuticula, es bleibt dazwischen ein Raum frei, durch den die Sinneshaare der nervösen Zellen ziehen, die durch Poren der Cuticula ins Lumen treten.



Textfig. 40. Querschnitt durch ein statisches Organ? Vergr. 980.

Am Grunde des Organs liegen Ersatzzellen und Pigmentkörnchen.

Die Sinneszellen entstammen den Fadenzellen der Epidermis, die Stützzellen sind umgewandelte Drüsenzellen, die Cuticula ist die Fortsetzung derjenigen, die den übrigen Körper bedeckt. Schwierigkeiten bereitet die Deutung der Kammerung zwischen Cuticula und Stützzellen. Präparate mit eingezogenen Kopf brachten darüber folgende Aufschlüsse: Durch das Zurückziehen tritt eine Raumverringerung ein; dadurch wird die Cuticula gezwungen, sich in Falten zu legen, hierbei entsteht immer die Möglichkeit eines Abreißens der Fibrillen von den Zellen, wie sie tatsächlich auch Schnitte zeigen. Um dies zu verhindern legt sich die Cuticula in die Kammern faltenförmig. Die Fibrillen können sich zusammenlegen, und so entsteht jenes einheitliche ungekammerte Bild wie es Schnitte bei eingezogenem Kopfe zeigen.

Wimpergruben sind durch Spengel und Ehlers bei den Euniciden, von Eisig bei den Capitelliden gefunden worden. Die im vorstehenden beschriebenen Wimpergruben von Fl. dipl. sind noch nicht in der Literatur erwähnt.

b) Die Augen.

Die Augen von Fl. dipl. sind durch Hesse (48) eingehend untersucht und beschrieben worden. Ich habe nichts über den

Bau hinzuzufügen. Um den Wurm auf seinen Lichtsinn hin zu prüfen, wurde er in einem Aquarium den direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Dadurch wurde das Tier sichtlich beunruhigt. Nun wurde ein rechteckförmiges Stück Pappe so um das Glasgefäß gelegt, daß ein schmaler Schlitz frei blieb, durch den das Sonnenlicht ins Wasser dringen konnte. Wurde die Pappe nun bewegt, so daß durch den Schlitz das Licht den Wurm traf, so bewegte er sich sofort in die schattige Gegend. Dies geschah stets wenn der Versuch unternommen wurde. Fl. dipl. ist also für direktes Sonnenlicht stark empfindlich. Im diffusen Tageslicht und im Keller liegt der Wurm am Tage meist in träger Ruhe oder bewegt sich ganz langsam „durch den Schlamm fressend" vorwärts. Während einer Nacht, in der das Aquarium zeitweise schwach erleuchtet wurde, zeigte sich der Wurm verhältnismäßig lebendig. Fl. dipl. ist also ein mehr nächtliches Tier.

c) Statisches Organ?

An der Stelle, wo sich von der Kopfdecke der ventrale Lappen löst, wurde bei einem Exemplare ein eigentümlich geformter Körper in einem größeren Hohlraume, an den ein kleinerer grenzte, gefunden. Ersterer hatte einen Durchmesser von 0,016 mm. Nach außen zu liegt die Epidermis, die in dieser Gegend sehr dünn ist, nach innen zu liegt Bindegewebe und Muskulatur. Der den Hohlraum zum größten Teil füllende braune Körper ist nicht eine glatte Kugel, sondern zeigt die eigentümliche Form und Zusammensetzung von Textfig. 40. Wurde der Wurm auf eine Seite oder auf den Rücken gelegt, so machte er stets Anstrengungen, um wieder seine natürliche Lage einzunehmen. Da von Fauel (27) ähnliche Organe bei wenigen anderen Würmern beschrieben und als statische Organe gedeutet werden, wäre es möglich, daß der erwähnte Körper dem Gleichgewichtssinn dient. Gegen diese Annahme spricht allerdings, daß der Körper nur in einem Exemplare gefunden wurde.

d) Das Riechorgan.

Dort, wo sich vom ventralen Kopflappen die beiden lippenartigen Anhänge lösen, liegt genau in der Mitte über dem Rüssel eine grubenförmige Vertiefung. Sie ist nach vorn geöffnet; daher sind nur auf Längsschnitten ihre Gewebselemente zu erkennen. Durch einen randlichen Wulst ist die Grube teilweise überdeckt. Es kommen hier nur die innersten zentralen Partien in Frage. Ringsherum am Boden der Grube wie am Randwulst steht ge-

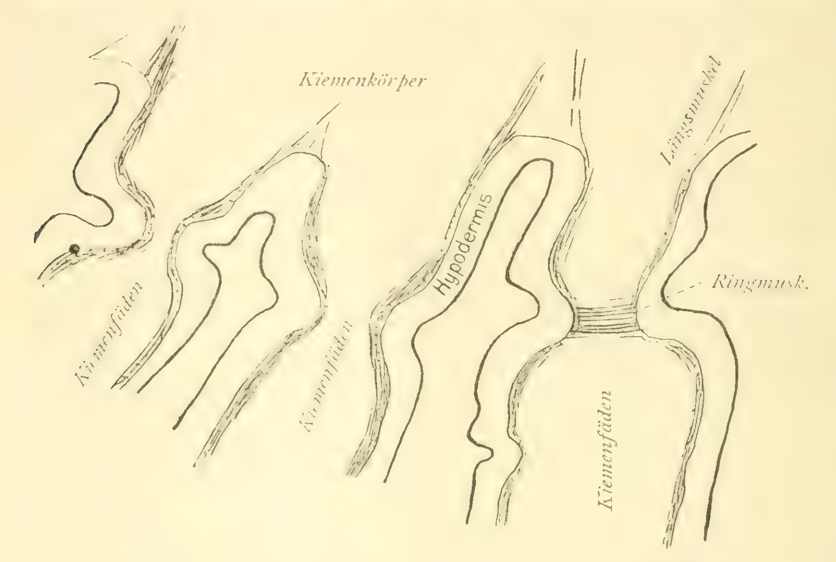
wöhnliches Sinnesepithel. Die zentralen Zellen unterscheiden sich von den anderen durch ihre größere Länge, ihre bedeutendere Dicke, durch Einlagerung von feinen braunen Körnen. Die begrenzende Cuticula ist hier besonders dünn. Die Sinneshaare sind viel länger als die der anderen Sinneszellen. Sie lassen sich ein Stück weit hinein in die Zellen verfolgen. Da dieses Organ unpaar vorhanden ist, da sich seine Sinneszellen vom anderen Sinnesepithel wesentlich unterscheiden, da die Lage zum Rüssel ganz charakteristisch ist, da das Tier auf einen Tropfen Formol, der mittelst einer feinen Pipette in die Nähe des Organs gebracht wurde, sich stark von der Gegend zurückzog, nehme ich an, daß hierin eine Art primitiven Riechorgans vorliegt (Taf. VII, Fig. 13).

Organe, welche der beschriebenen Riechgrube gleichen, sind bei den Anneliden noch nicht gefunden worden.

11. Der Kiemenapparat.

Dazu rechne ich die an der Kopfdecke umgewandelte Epidermis — den Kiemenkörper und die Kiemenfäden. Zunächst sei der Kiemenkörper beschrieben, so wie er sich auf Längs- und Querschnitten zeigt. Die Umwandlung der Epidermis in den Kiemenkörper geschieht zunächst an der ventralen Seite der Kopfdecke und schreitet von da nach der dorsalen zu (Textfig. 45). In ihm kehren alle Schichten der Leibeswand wieder und zwar in derselben Reihenfolge, wie in dem übrigen Körper. Zu äußerst liegt die Cuticula, die hier sehr fein ist, darauf folgt die Epidermis, an der man jedoch keinen Wechsel von Faden- und Plasmazellen unterscheiden kann. Sie bildet ein einheitliches Epithel, dessen Zellen von wechselnder Höhe sind. Ihre Form ist zylindrisch. Das Plasma ist feinkörnig. Der Zellkern hat die Form einer Ellipse. Der Kernkörper liegt exentrisch, er enthält viel Chromatin, das unregelmäßig verteilt ist. Fäden, die das Chromatin mit dem Kernkörper verbinden, sind nur vereinzelt gesehen worden. Unter der Epidermis liegt Muskulatur, darunter Bindegewebe. Während letzteres bei der Bedeckung des übrigen Körpers nur eine dünne Schicht darstellt, ist es hier außerordentlich entwickelt. Durch die Maschen desselben entsteht eigentlich erst jenes Gebilde, dem wir den Namen Kiemenkörper geben können. Das Bindegewebe ist hier derart entwickelt, daß es geradezu zum Verweilen und Betrachten einladet. Es zeigt sich als eine feine, filzig-faserige Masse, die von hellen Räumen – Kanälchen durchzogen wird. Letztere dienen der Leibeshöhlen-

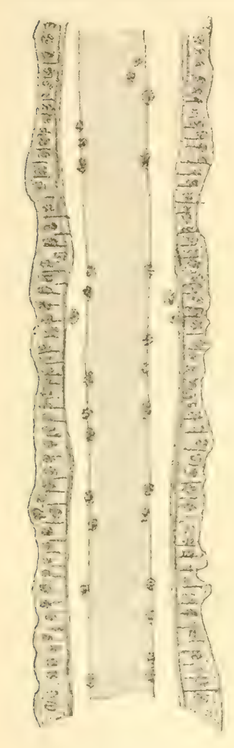
flüssigkeit. Auch verästelte Protoplasmastränge lassen sich wahrnehmen; sie erscheinen meist einkernig. Ihre Richtung ist parallel den Muskelfasern. Oft anastomosieren sie miteinander, wegen ihrer zahlreichen Verzweigungen geben sie die verschiedensten Bilder. Die Begrenzung ist entweder scharf oder unbestimmt. Die Kerne sind von sehr verschiedener Gestalt, meist enthält der Kernkörper zahlreiches Chromatin. In diesem Gewebe läßt sich oft sehr schwer unterscheiden, was Fibrillen der Bindesubstanz oder was feinste Zellfortsätze sind. An der Stelle, wo die Körperdecke in die Kiemenfäden übergeht, sind letztere eingeschnürt. Die Muskulatur ist hier auf einen kleineren Raum



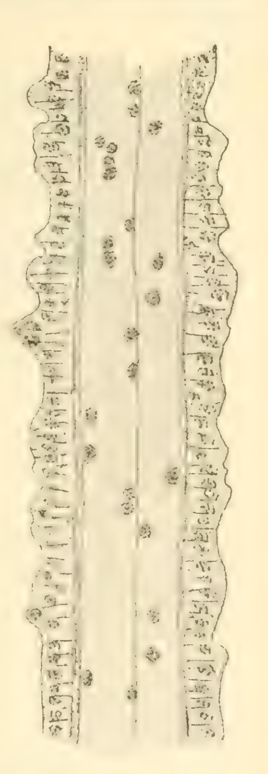
Textfig. 41. Längsschnitt durch den Kiemenapparat.

verteilt. Diese Stelle dient gleichsam als Gelenk der Kiemenfäden (Textfig. 41). Auch im Kiemenfaden begegnen wir allen Schichten der Körperwand. Im Innern verläuft ein auf- und ein absteigendes Blutgefäß, die am Ende des Fadens ineinander übergehen. Der aufsteigende Ast kommt aus dem Rückensinus, der absteigende vereinigt sich mit anderen zum ventralen Blutgefäß. Durch die beiden Gefäße wird jedoch das ganze Innere des Fadens nicht eingenommen, ihr Querschnitt ist nicht halbkreisförmig, sondern trapezartig; mit den kurzen Parallelen liegen sie aneinander. Der übrige Raum des Kiemenfadens dient der Kommunikation mit der Leibeshöhlenflüssigkeit. Kerne sieht man an der Wand der Gefäße verhältnismäßig oft. Die äußere

Oberfläche des Kiemenfadens zeigt spiralverlaufende Verdickungen und Vertiefungen, die der Zusammenziehung dienen. Eine Untersuchung der Zellagerung zeigt ebenfalls ihre spiralige Anordnung. Die Aufnahme des Sauerstoffes geschieht durch die Epidermis hindurch, die hier besonders dünn ist. Die Cuticula ist fast unmeßbar fein geworden. Die Zellgrenzen sind in der Epidermis nur sehr schwierig zu finden. Oft erblicken wir im Plasma Pigmentkörnchen (Textfig. 42—44).



Textfig. 42. Schnitt durch einen Kiemenfaden. Vergr. 540.



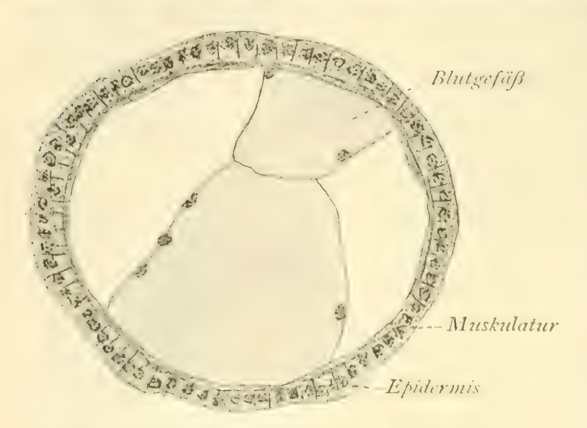
Textfig. 43. Schnitt durch einen Kiemenfaden. Vergr. 540.

Da das Blutgefäßsystem ein typisches Annelidengefäßsystem darstellt, so sei hier nur auf die Literatur darüber verwiesen.

12. Der Herzkörper.

Er liegt in einem dorsalen Gefäß, das man als Rückensinus bezeichnet, welches sich keulenförmig vom Kopfmundsegment bis zum Magen erstreckt. Sein vorderstes Ende bildet die Basalplatte der Gehirnkammer. Seine Körperwand ist eine dünne Membran, die aus Bindegewebe und einzelnen Muskelfasern besteht (Textfig. 46). Bei ersterem kann man keine Zellgrenzen wahrnehmen. Kerne, die darauf liegen, deuten aber die zellige Entstehung und den zelligen Bau an. Die Muskulatur ist keine zusammenhängende. Es finden sich Längs- und Ringfasern und zwar liegen letztere nach innen zu. Die Fasern sind durch breite Zwischenräume voneinander getrennt. Man kann oft an ihnen Kerne wahrnehmen. Außerdem liegen dem membranösen Bindegewebe noch Bindegewebs- und Ganglienzellen auf. Letztere sind multipolar und stehen untereinander und mit den Muskel-

fasern in Verbindung. Vom doralen hinteren Hirnlappen scheinen Faserzüge zu den Nervenzellen des Herzkörpers zu gehen. Im allgemeinen hat aber dieses Gangliensystem, wenn man von einem solchen überhaupt reden kann, eine große Selbständigkeit. Bei Amputation des Gehirns sieht man die rhythmischen Schläge des Gefäßes noch lange weiter vor sich gehen. Der in dem Sinus liegende Herzkörper tritt mit seinem vorderen Ende nicht bis an die Hirnkammer heran, sondern läßt vor sich einen mit Blut gefüllten Raum frei. Um die Form des Herzkörpers kennen zu lernen, sei eine Reihe Querschnitte von vorn nach hinten besprochen.



Textfig. 44. Schnitt durch einen Kiemenfaden.

1. Das Gefäß zeigt an seinem vorderen Ende dreieckigen Querschnitt mit verhältnismäßig dicker Wand, Muskulatur und zahlreichen Kernen. Das Lumen ist mit Blut gefüllt.

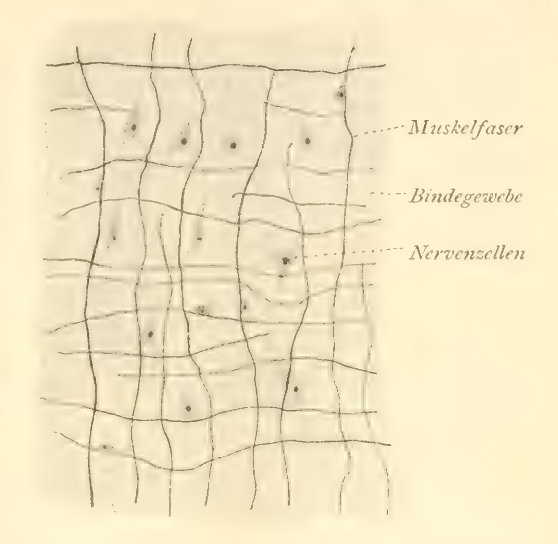


Textfig. 45. Querschnitt durch die Kopfdecke und Kiemenfäden. Vergr. 540.

2. Der Querschnitt ist elliptisch mit dorsalventral längster Achse. Seine Mitte wird erfüllt von einem zelligen Gewebe, der vordersten Wand des eigentlichen Herzkörpers.

3. Das Gewebe hat sich flächenhaft ausgebreitet, so daß es fast den Gefäßraum einnimmt. Es hat zahlreiche Falten, die Hohlräume begrenzen.

4. Längs- und Querdurchmesser des Gefässes wachsen, dementsprechend wächst auch die Ausdehnung des Herzkörpers. Die Faltung gewinnt an Regelmäßigkeit. Man kann eine mediane und zwei laterale Falten unterscheiden, so daß zwei mediane und zwei laterale Hohlräume entstehen (Taf. VII, Fig. 14).



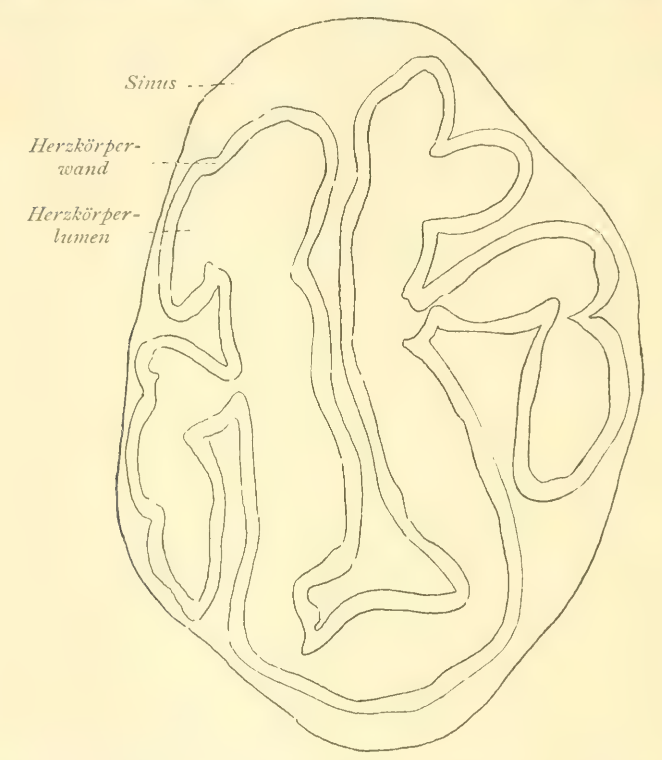
Textfig. 46. Wand des Rückengefäßes. Vergr. 540.

5. Durch Einstülpungen der Wände werden die drei Hauptfalten gegliedert, es entstehen immer mehr Hohlräume oder Kammern, hierdurch wächst die Oberflächenausdehnung. Mit der Vergrößerung des Kammerlumens geht eine Verkleinerung des Gefäßlumens Hand in Hand (Textfig. 47).

6. Die Falten erstrecken sich so weit in das Innere des Herzkörpers, daß sie aneinander stoßen und mit ihren Rändern verschmelzen. Dadurch entsteht ein System von Röhren, die aber wiederum durch Spalten miteinander kommunizieren. Während bis dahin das Herzkörperlumen mehr auf die Mitte des Sinus und das Blutlumen auf dessen Peripherie beschränkt war, tritt nun eine mehr gleichmäßige Verteilung ein, ja, je weiter wir den Herzkörper nach hinten verfolgen, entsteht eine Umkehrung, so daß die Wände des Herzkörpers direkt an die Wand des Sinus grenzen (Textfig. 48).

Der Sinus gewinnt immer mehr an Ausdehnung im Querschnitt. Sein Durchmesser übertrifft den des Darmes. Während

bis dahin beide Organe weit voneinander getrennt waren, nähern sie sich nun immermehr. Am Herzkörper kann man eine Abnahme der Falten wahrnehmen. Während der Darm in den Magen übergeht, geschieht mit dem Querschnitt des Rückengefäßes eine starke Formveränderung. JOURDAN (54) schreibt, daß eine Verbindung zwischen Herzkörper und Darm besteht. BLESS (5) verneint dies. Auf Schnittserien ist keine derartige Kommunikation zu finden. Da, wo der Magen an das Rückengefäß herantritt, findet eine Einstülpung seiner Wandung statt.

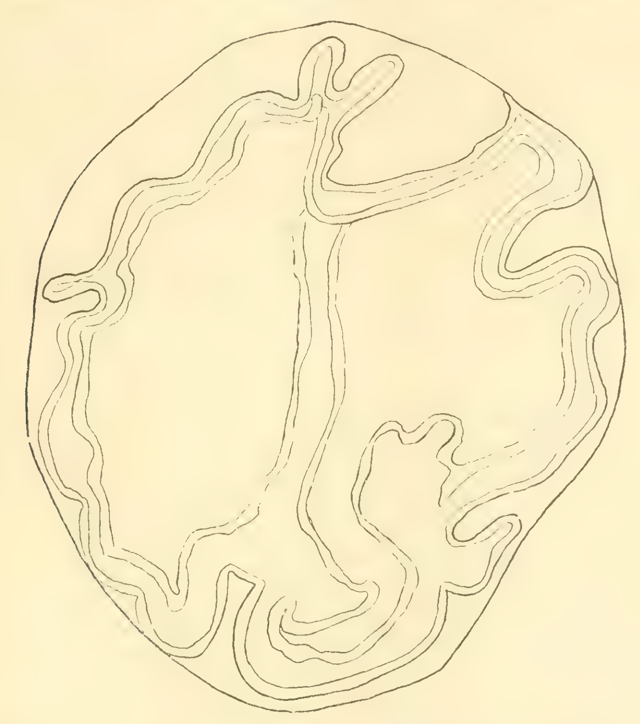


Textfig. 47. Schnitt durch das Rückengefäß und Herzkörper.

Ein Stück weiter beginnt der Sinus den Magen zu umfassen, zunächst teilweise, dann gehen die Umfassungen immer weiter, bis sie schließlich ineinander übergehen (Textfig. 49 u. 50). Zunächst ist das Blutlumen, das den Magen umgibt von bedeutender Weite, allmählich wird es enger, so daß es zuletzt nur spaltförmig aussieht. An verschiedenen Stellen verwachsen die Wände miteinander und es bilden sich einzelne Blutgefäße daraus. Beim

regenerierten Schwanzende tritt eine Vereinigung der verschiedenen Gefäße zu einem Sinus wieder ein, der den ganzen Darm umspült.

Bald nach Umfassung des Darms durch den Rückensinus geht letzterer seinem Ende entgegen. Noch eine Strecke weit begleitet er den Magen. Allmählich bildet sich ein Spalt, der den Rückensinus vom Darmsinus vollständig abschnürt. Der Querschnitt nimmt dahinter rapid ab. Vom Herzkörper zeigen

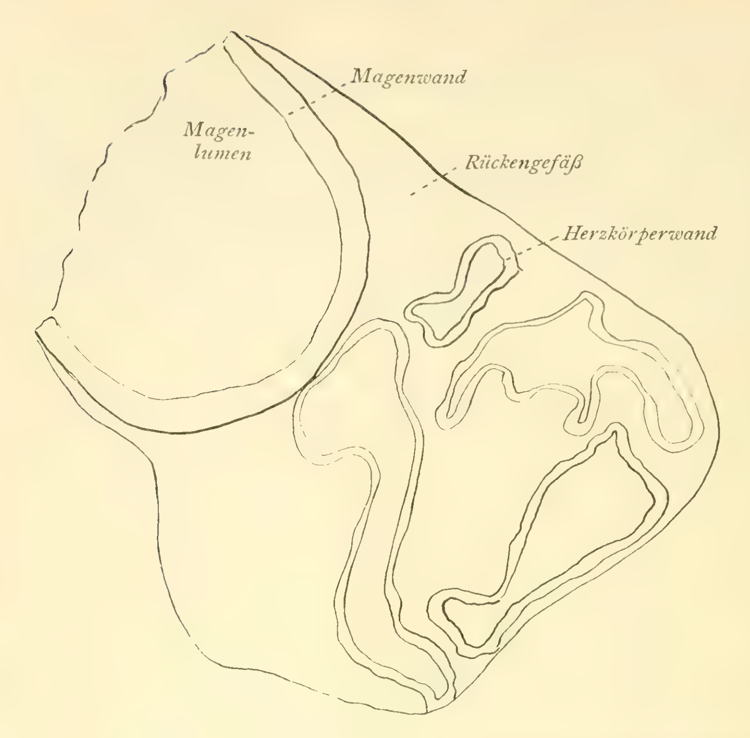


Textfig. 48. Schnitt durch Rückengefäß und Herzkörper.

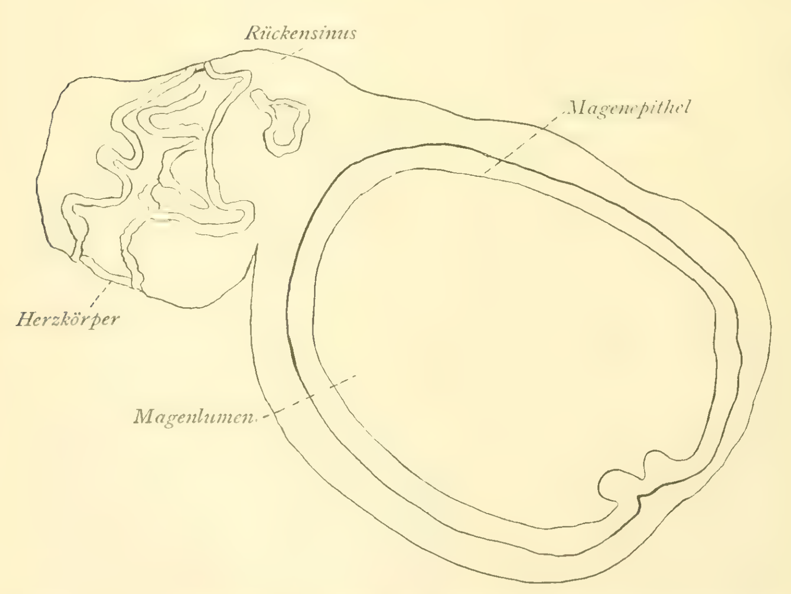
sich nur noch wenige blinde Enden, die nach einer kurzen Strecke auch verschwinden (Textfig. 51).

Histologischer Bau des Herzkörpers.

Sein Gewebe ist gegen das Blutlumen durch eine feine Membran getrennt, Kerne, welche ihr aufsitzen, lassen auf eine zellige Struktur schließen. Die Wand ist ein einschichtiges Epithel. Seine Zellen sind zylindrisch. Der Kern ist rund und hat einen exzentrisch gelegenen Kernkörper. Das Chromatin ist randständig und durch Fäden mit dem Kernkörper verbunden. Das



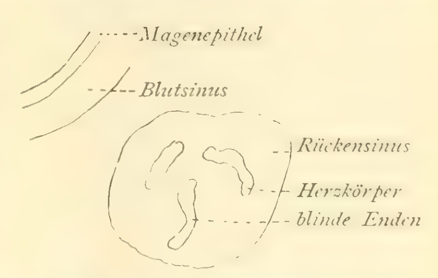
Textfig. 49. Querschnitt durch Rückengefäß und Herzkörper.



Textfig. 50. Querschnitt durch das Rückengefäß und Herzkörper.

Plasma ist feinkörnig. Die Zellen enthalten sehr feine Einlagerungen, die Pigmentkörnchen ähneln (Taf. VII, Fig. 15).

Über den Herzkörper und seine Funktionen sind in der Literatur schon verschiedene Diskussionen geführt worden. CLAPARÈDE hat ihn 1873 bei einigen sedentären Anneliden gefunden und besprochen, ohne über die Funktion desselben etwas zu sagen. MEYER fand 1882 den Herzkörper bei Phlyophthalmus pictus, aber auch ihm blieb die Funktion rätselhaft. Nach VEJDAVSKY scheint bei Sternaspis, ein dem Herzkörper anderer Anneliden ähnliches Organ „in gewissen Beziehungen zu den Blutkörperchen zu stehen.“ In dem Herzkörper von Chaetozone setosa vermutet 1887 MEYER, daß seine Funktion in der Bereitung des Blutpigments bestehe, daß im aufgelösten Zustande in der roten Blutflüssigkeit enthalten ist. Dieselbe Ansicht vertritt später BLESS. CUÈNOT untersuchte 1891 den Herzkörper einiger Polychäten und kam anfänglich zu dem Schluß, daß er die Amöbozyten des Blutes liefere. Der Ansicht, daß er eine exkretorische Rolle spiele, verhält er sich ablehnend gegenüber. Später zweifelte jedoch CUÈNOT an dieser Auffassung, und die exkretorische Funktion wird ihm wahrscheinlich. PICTON studierte die Entwicklung des Herzkörpers von Polymnia nebulosa und meint, daß er als Klappe diene. HORST, der den Herzkörper der Chlorhämiden — Brada, Siphonostoma, Trophonia — fand, sagt über die Funktion nichts aus. JOURDAN faßt ihn als Anhangsdrüse des Darmes auf. Meine Ansicht über dieses Organ bei Fl. ist folgende: Der Herzkörper dient der Bereitung des Blutfarbstoffes, des Chlorocruorins. Das Blut kommt vom Darm mit Nährstoffen beladen in den Rückensinus, wo es den Herzkörper umspült. Um eine möglichst große Berührungsfläche zu haben, ist die Wand des Organes nicht glatt gespannt, sondern in Falten gelegt. Seine Zellen sind die Herde, in denen der Stoffwechsel vor sich geht. Als Übergangsstadien hierbei deute ich die zahlreichen Körncheneinlagerungen, welche meine Präparate zeigen.



Textfig. 51. Hinteres Ende des Rückengefäßes und Herzkörpers.

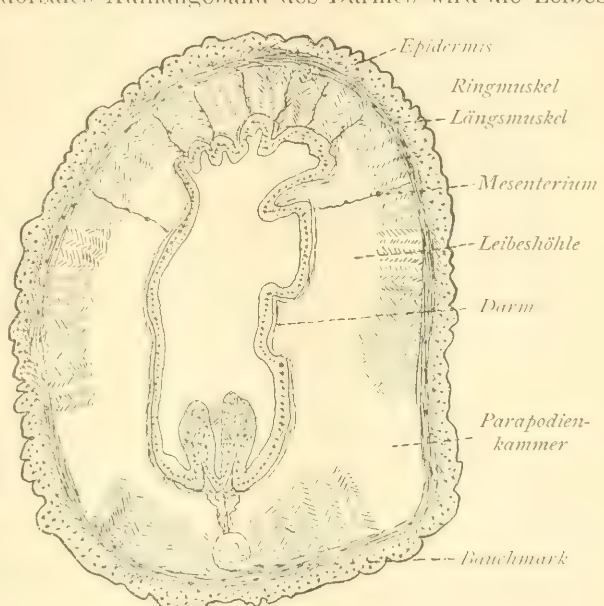
13. Das Blut.

Fl. hat wie eine Reihe Röhren bewohnender Anneliden grünes Blut. Es ist zuerst von Lancaster untersucht worden. Er nannte den grünen Farbstoff des Blutes Chlorocruorin. Durch Analysen des Blutes und durch Beobachtungen über das spektrale Verhalten zeigte es sich, daß der Farbstoff ähnlich dem Hämoglobin in zwei Modifikationen, einer oxydierten und einer reduzierten, existiert. Ersteres, das Oxychlorocruorin zeigt ein charakteristisches Absorbtionsspektrum mit zwei Streifen, die in ihrer Lage mit denen des Oxyhämoglobinstreifen fast übereinstimmen. Während Lancaster (15) eine respiratorische Eigenschaft des Chl. annimmt, zweifelt daran Krukenberg, der das grüne Blut von Spirographis zu physiologischen Experimenten benutzte. Er ist der Meinung, daß die Epidermisgewebe, speziell die Schleimschicht des Tieres sauerstoffanziehend wirken. Wie sich Fl. dipl. zu dieser Frage verhält, ist schon weiter oben gesagt worden. Um zu prüfen, ob das Blut tatsächlich respiratorisch wirkt, wurden folgende Experimente angestellt. Der Rückensinus wurde von mehreren Tieren freigelegt und daraus Blut mit einer Pipette in ein Uhrschälchen übertragen. Es ist dies das Blut, welches in die Kiemenfäden geleitet wird, um dort gereinigt zu werden. In dieses Uhrschälchen wurde reiner Sauerstoff geleitet, das Blut wurde dadurch dunkler, ähnlich, nur nicht so schnell, geschah es beim Schütteln des Blutes in der Luft. In dieses oxydierte Blut wurde in ein Uhrschälchen Kohlensäure, in ein anderes Schwefelwasserstoff geleitet. In beiden Fällen wurde das Blut entfärbt. Daraus geht hervor, daß der Farbstoff sauerstoffanziehend wirkt, daß dem Chl. ähnliche respiratorische Fähigkeiten zukommen wie dem Hämoglobin.

14. Die Leibeshöhle.

Sie ist bei Fl. dipl. von auffallender Geräumigkeit und enthält die Periviszeralflüssigkeit. Man kann sie von vorn bis zum hinteren Körperende als ein System von je nach der Körperregion mehr oder weniger umfangreicher und verschieden gegliederter Hohlräume auffassen. Die Gliederung der Leibeshöhle wird zunächst bedingt durch die quergespannten Septen oder Dissepimente. Dadurch wird die Leibeshöhle in den Prozeß der Zonitenbildung eingezogen. Jedoch deutlich ist diese Bildung nur im Abdomen. Im Thorax scheinen die Septen degeneriert zu sein. Ursache hiervon ist die mächtige Entwicklung der

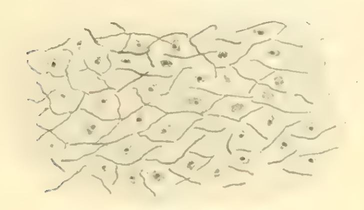
Genitalien und die dadurch hervorgerufene Verschiebung der Magendrüse und der Speicheldrüsen. Bei jungen, nicht geschlechtsreifen Tieren tritt natürlich auch hier Septenbildung auf. Wohl das stärkste Septum liegt zwischen dem zweiten und dritten Segment. An ihm inserieren die Rückziehmuskeln des Rüssels. Zum Studium der Gliederung der Leibeshöhle eignen sich vor allem Längs- und Querschnitte durch das Abdomen. Durch ein ventrales und dorsales Aufhängeband des Darmes wird die Leibeshöhle in zwei laterale Kammern geteilt, begrenzt durch das die Muskulatur und die Darmwand bekleidende Peritoneum. Von jenen lateralen Kammern gliedern sich ab die Parapodialkammern, ohne doch deutlich von den Hauptkammern getrennt zu sein. Man kann noch in jeder Hauptkammer die Bauchstrangkammer unterscheiden, die von Längsmuskulatur, dem Bauchstrang und dem ventralen Mesenterium begrenzt wird (Textfig. 52). Zu dieser Gliederung im Großen gesellt sich die Röhrenbildung in der Muskulatur. Längsschnitte zeigen, daß das Peritoneum eines jeden Zoniten dem des benachbarten innig anliegt, sich aber bei der Konservierung auch manchmal von ihm trennt. In den Septen verlaufen einzelne Transversalmuskelfäden. Daß die Stammesmuskulatur überziehende Blatt des Peritoneums, das parietale, hängt durch das dorsale Mesenterium mit dem des Darmes, dem viszeralen Blatte zusammen. Dies wiederum hängt durch das ventrale Mesenterium mit dem zusammen, das den Bauchstrang einhüllt. Im Thorax ist eine Gliederung in einzelne



Textfig. 52. Querschnitt durch das Abdomen, die verschiedenen Abschnitte der Leibeshöhle zeigend. Vergr. 15.

Zonite nicht vorhanden. Im Kopfmundsegment fehlt das erste Septum. Das parietale Peritoneum geht in die Fühler hinein, bekleidet den Kiemenapparat und gliedert mit der Muskulatur die Hirnkammer ab. Das viszerale Blatt geht am Ende des Rüssels in das parietale über.

Die Struktur des Peritoneums ist sehr einheitlich, gleichviel ob wir das viszerale oder parietale Blatt betrachten. Man begegnet überall einer feinen Membran, die faserig oder körnig ist. Fast nie sieht man Zellgrenzen, stets aber Kerne, da, wo die zellige Struktur zum Vorschein kommt, erblickt man ein polyogones Plattenepithel (Textfig. 53). An den Fasern läßt es sich oft schwer entscheiden, ob sie dem Peritoneum oder Nerven oder Muskelfasern angehören. Meist ist zur Unterscheidung eine bestimmte Färbung notwendig. Das Peritoneum ist für Farbstoffe sehr unempfänglich, die Kerne dagegen saugen sie sehr begierig auf. Letztere sind elliptisch. Der Nukleolus liegt stets exentrisch, das Chromatin peripherisch. Fäden, die das Chromatin mit dem Kernkörper verbinden, sind nur vereinzelt gesehen worden. Einige Chromatinkörnchen erreichten fast die Größe des Nukleolus. Einen bemerkenswerten Charakter des Peritoneums an den Parapodien und den Nephridien sind zahlreiche Einlagerungen. Hin und wieder findet man sie auch an der ventralen Seite des Bauchmarkperitoneums. Es sind kugelige, scharf begrenzte Gebilde. Bei anderen Tieren, z. B. dem Regenwurm sind sie auch gefunden worden, waren aber hier stabförmig. Man hat sie als Bakteroide gedeutet. Das Gewebe ist in ihrer Region immer zerstört. Man kann dies an den zahlreichen Fäden erkennen, die sich hier an Stelle des sonst soliden Gewebes bilden. Diese Körper sind entweder vereinzelt oder liegen in dichten Haufen. Durch Hämatoxylin werden sie stark geschwärzt. Ich habe an ihnen keine Vermehrung durch Teilung wahrnehmen können. Sie zeigen auch keinerlei feine Strukturen. Bei biondischer Färbung zeigten sie jedoch einen mehr dunklen und einen mehr helleren Teil. Ob dies auf Kernsubstanz oder Pigment schließen läßt, vermag ich nicht zu entscheiden. Einige Male schienen auch die Kugeln in die Länge gezogen und etwas eingeschnürt. Diese



Textfig. 53. Zelliges Peritoneum.

Einschnürung befand sich jedoch nicht in der Mitte, sondern in einer Gegend, daß man einen größeren und einen kleineren Teil an ihnen unterscheiden konnte. Da ich in Lymphzellen ähnliche Körper bemerkte, so nehme ich an, daß eine Aufgabe der Lymphzellen auch darin besteht, diese Körper aus der Leibeshöhle zu entfernen. Da eine Anhäufung derselben an den Nephridien stattfindet, so ist anzunehmen, daß sie von den Lymphzellen hier deponiert oder ausgeschieden werden. Andere Autoren deuten diese Körner als Trophochondren, deren Wesen darin besteht, die Dissimilation zu unterstützen. Eine Klarheit ist noch nicht erlangt; es müssen einmal Reinkulturen angelegt werden, um bestimmt sagen zu können, ob diese Körper mit den Bakterien etwas zu tun haben oder nicht.

15. Die Lymphzellen.

Um die Leibeshöhlenflüssigkeit mit den lymphoiden Zellen möglichst rein ohne Blut zu erhalten, wurde das Schwanzende abgeschnitten. Die Schleimschicht zeigte sich hierin als ein großes Hindernis. Denn im Augenblick des Abschneidens umgab sie sogleich wieder die Schnittfläche. Ein Heraustreten der Flüssigkeit war erst dann möglich, wenn der Schleim entfernt war. Bei dieser Arbeit geht immer ein großer Teil des flüssigen Inhalts der Leibeshöhle verloren. Diese Flüssigkeit wurde nun mit 0,6 % Kochsalzlösung versetzt, um die lymphoiden Zellen längere Zeit lebend zu beobachten. Es lassen sich leicht zwei Arten unterscheiden, solche, die ein mehr granuliertes Plasma haben und solche, deren Plasma mehr homogen ist und helle stark lichtbrechende Körnchen enthält (Taf. VIII, Fig. 16 *a*—*c*). Zwischen beiden ist ein beträchtlicher Größenunterschied bemerkbar, indem die letzteren stets kleiner sind als die ersten. Eine Membran ist bei keiner Art zu finden. Bei verweilendem Betrachten der Zellen zeigen sie verschiedene Formen, die durch Fortsätze bedingt werden, welche die Zellen aussenden. Man kann dabei breite, lappenförmige und feine faserförmige unterscheiden. Durch das Ausstrecken der Fortsätze kommt den Zellen die den Leukozyten eigentümliche Bewegung zu. Bei den größeren Zellen unterscheidet man leicht einen mehr gekörnten und einen hyalinen, homogenen Inhalt und zwar so verteilt, da letzterer ersteren umgibt. Bei den kleinen Zellen läßt sich ein Unterschied von Exo- und Endoplasma nicht wahrnehmen, das letzteres sehr gering an Masse ist und die Fortsätze meist außerordentlich fein sind. Außer der Bewegung,

die durch das Ausstrecken der Fortsätze zustande kommt, kann man auch noch eine Bewegung beobachten, die durch das Ausfließen des Plasmas entsteht. Die Bewegung geht immer vom hyalinen Teile aus, da dieses der leichter flüssige Bestandteil der Zelle ist. Das gekörnte Plasma wird passiv nachgezogen. Solche Bewegungen kann man längere Zeit sehen, allmählich verlangsamen sie und die bei den Amöben bekannten Absterbeerscheinungen treten ein. Bei längerer Beobachtung der Zellen kann man auch ihre Vermehrung sehen. Man findet in ihnen solche, die ein einheitliches Ganzes darstellen und solche, deren Körper sich einzuschnüren beginnt. Bei letzteren hat man den Eindruck, als wenn zwei Zellen mit ihren Fortsätzen aneinandergeklebt wären. Nach einiger Zeit sieht man jedoch diese beiden Teile sich voneinander trennen. Es ist eben eine Vermehruns durch Teilung eingetreten. Bei lebenden Objekten ist der Kern sehr schwer zu sehen, darum ist es auch nicht möglich, die Vorgänge wahrzunehmen, welche darin bei der Teilung vor sich gehen. Gefärbte Präparate zeigen an Schnitten, daß ein Kern regelmäßig vorhanden ist. Er ist verhältnismäßig groß, sein Rand ist meist ein wenig unregelmäßig. Der Kernkörper liegt exzentrisch. Das Chromatin ist randständig, feine Fäden verbinden es mit dem Kernkörper. Niemals sind Kernteilungsfiguren wahrgenommen worden, wiederholt aber, daß der Kernkörper wurstförmig gestreckt war, oder es traten auch in einem Kern zwei Kernkörper auf. Auch war dann das Chromatin auf die beiden Zellhälften gleichmäßig verteilt. Aus den verschiedenen Teilungsstadien der lebenden Zelle und aus den Kernbildern geht hervor, daß die Vermehrung der Zellen durch direkte Teilung geschieht.

Es bleiben nun noch die Fragen zu beantworten, woher die Zellen stammen, welches ihre Funktion ist und wie sie zugrunde gehen.

Vom abdominalen Darm zieht nach dem Bindegewebe, das den Nervenstrang umgibt, eine Mesenterium, in dem dem Darm nahe das ventrale Blutgefäß verläuft. Dieses Peritoneum trägt Zellhäufchen; sie sind die Mutterzellen der Lymphzellen. Von ihnen lösen sich die geschilderten Zellen los. Das Blutgefäß versorgt sie mit den nötigen Nährstoffen. Diese losgelösten Zellen schwimmen in der Leibeshöhlenflüssigheit umher, treten dabei auch zwischen die Muskeln, geben dort Substanzen ab und nehmen Zerfallprodukte auf. Letztere werden in den Kügelchen deponiert, die man stets in den Zellen findet. Ist es nun einer Zelle nicht

mehr möglich, sich weiter zu teilen oder mehr Abfallstoffe aufzunehmen, so stirbt sie ab. Dies scheint in der Nähe der Nephridien zu geschehen. Schnitte zeigen in jener Gegend eine unbestimmbare, detritusähnliche Masse, die durch die Nieren in die Epidermis übergeführt wird und dort die Pigmentierung hervorruft.

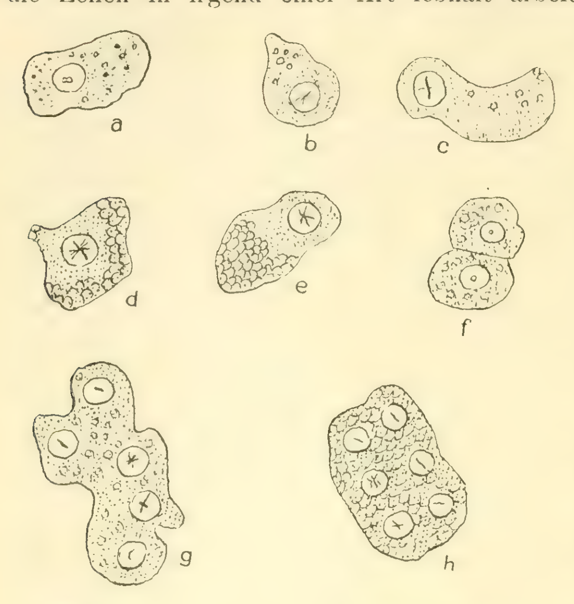
Lymphzellen sind in Anneliden schon 1870 durch Lancaster beobachtet worden. Bourne fand sie 1884 bei Clepsine, Pontobdella. 1885 beobachtete Kükenthal (60) die Vermehrung der Amöbozyten und ihre Entstehung bei Tubifex. Vejdovsky und Rosa (88) haben seine Resultate entschieden bestritten. Eisig (24) fand, daß die Amöbozyten nichts anderes als von wuchernden Partien des Peritoneums abgelöste Elemente sind. Meyer (76) fand, daß die Amöbozyten von Terebella aus einer drüsig modifizierten Periphonealschicht entstehen.

Cuènot (12) beschrieb die Lymphzellen von Aphrodite, Hermione u. a. Nach Vejdovsky entwickeln sich bei Rhynchelmis von der Leibeswand und den Dissepimenten flache Peritonealzellen zu den Lymphzellen. Schneider (95, 96) beschreibt bei Perichaeta indica die Loslösung der Lymphzellen von Lymphdrüsen, die in einer Reihe von Segmenten liegen. Eine Einigung über die Herkunft der Lymphzellen ist noch nicht erreicht. Vermutlich ist, daß eben die Entstehungsböden derselben in den einzelnen Annelidengattungen verschieden sind, daß sie teils aus dem allgemeinen Peritoneum, teils aus besonders differenzierten Teilen desselben sogenannte Lymphdrüsen entstehen.

16. Die Chloragogenzellen.

Vom Darme getrennt läuft auf seiner ventralen Seite ein Blutgefäß entlang, das zahlreiche Seitenäste an den Darm abgibt. Diese ziehen alle parallel zur Längsachse des Tieres. Sie sind so zahlreich und liegen oft so dicht nebeneinander, daß eine Art Mesenterium entsteht. An den Wänden liegen Zellpakete. Sie enthalten die Chloragogenzellen. In den ersten Segmenten sind sie nicht zu finden, dann treten sie allerdings um so zahlreicher auf. Auch an dem Magen und seinen Ausstülpungen findet man sie. Beim Übergang in das Abdomen nehmen sie langsam ab, um ganz zu verschwinden. Sie bilden eine fortlaufende Kette, aber nicht von überall gleicher Dimension. Bald schwankt sie mehr in die Höhe, bald mehr in die Breite.

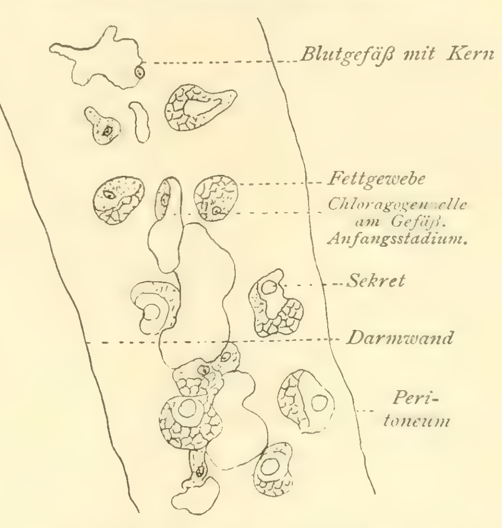
Die Form der Zellen ist außerordentlich verschieden. Sie sind rund bis elliptisch und auch gelappt. Man kann alle Übergänge finden (Textfig. 54 *a*—*h*). Das scheint darauf hinzuweisen, daß die Zellen in irgend einer Art lebhaft arbeiten, daß in ihnen reger Stoffwechsel vor sich geht. Betrachtet man eine Reihe solcher Zellen, so hat man die verschiedensten Bilder. Der Inhalt erscheint bei einigen homogen, bei anderen als Kügelchen zusammengesetzt, die feinkörnig sind, wieder andere sind zum größten Teile hohl, aber von einem Ringe umgeben, in dem wir die genannten Kügelchen wiederfinden. In den meisten erblickt man eine helle Substanz von kreisförmigem Querschnitt, der sich durch Eisenhämatoxylin tief schwarz färbt. Diese Substanz ist feingeschichtet, meistens hat sie in der Mitte einen Spalt, von dem kleine Seitenspalten ausgehen. Oft findet man in einer Zelle mehrere solcher Gebilde bis zu sechs. Jede Zelle enthält einen Kern, dessen Rand meist unregelmäßig ist. Der Kernkörper liegt zentral in einer helleren Kernpartie, die von Chromatin umgrenzt wird. Über die Entstehung dieser Zellen herrscht noch der Streit der Meinungen. Ich bin zu folgendem Resultat gekommen (Textfig. 55). Die Zellen bilden sich aus denen der Wand der ventralen Gefäße. Der Kern der Gefäßwandung wird zum Kern der Chloragogenzelle. Durch die Membran werden Stoffe aus den Gefäßen diffundiert. Dadurch wächst die Zelle. Es bildet sich eine neue Membran, durch welche die Zellen schließlich vom Gefäß getrennt werden. Die diffundierten Stoffe enthalten Fette als Reservestoff und Exkrete. So gelangt die Zelle in die Leibeshöhlenflüssigkeit. Hier zerfallen sie, die Reservestoffe lösen



Textfig. 54. Chloragogenzellen aus einem lebenden Wurm.

sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit, während die Exkrete unter die Epidermis gelangen.

Schneider (95) ist zu ähnlichen Resultaten gekommen. Er vergleicht das Chloragogengewebe mit dem Leber- und Fettgewebe der Wirbeltiere. Mit den Lymphzellen haben die Chloragogenzellen nichts zu schaffen, trotz der Annahme Kükenthals (60), daß sich die Lymphzellen an die Gefäße ansetzen und zu Chloragogenzellen werden. Nach Rosa (88) entstehen die Chloragogenzellen aus seitlichen Ausstülpungen der ventralen Gefäße. Durch eine feine Membran werden sie allmählich vom Gefäß getrennt, später lösen sie sich ab.



Textfig. 55. Querschnitt durch Gefäße mit sich bildenden und fertigen Chloragogenzellen. Vergr. 540.

17. Die Nephridien.

Sie liegen in den ersten Thoraxsegmenten einem Charakteristikum der Chlorhämiden. Sie gleichen denen der anderen Anneliden, so daß hier nur darauf verwiesen zu werden braucht. Das parietale Peritoneum geht kontinuierlich in das der Nephridien über. Eigentümlich ist diesen Nephridien, daß ihnen die Öffnung nach außen abgeht. Zwar will Bless (5) eine solche beobachtet haben. Unserem Funde nach werden die Exkrete in die Haut entleert, speziell zwischen Epidermis und Cuticula. Wie sie von hier nach außen kommen, entzieht sich unserer Kenntnis. Betrachtet man die Oberfläche eines Wurmes, so kann man stets dunkle Flecke wahrnehmen, die von den Nierenexkreten herzurühren scheinen. Bei der Fütterung eines Tieres mit Karmin ergab sich folgendes: Durch die Magendarmzellen wird das Karmin resorbiert. Bald darauf beginnt die Ausscheidung desselben, die in erster Linie durch die Nephridien besorgt wird. An denjenigen Stellen, wo die Nephridien in die Haut münden, beginnt sich während der Ausscheidung die Epidermis zu verfärben.

Es treten rote Flecke auf, welche in dem Maße als die Ausscheidung vor sich geht, an Ausdehnung des Verbreiterungsgebietes zunehmen. Sonst haben die ausgeschiedenen Körnchen braune Farbe, sie erscheinen als regelrechte Pigmentkörnchen.

V. Beobachtungen über die Regeneration des Schwanzendes.

Es wurden von einem Wurm die letzten 8 Segmente abgeschnitten. Die darauf eintretende Blutung war sehr gering, da die Wunde sofort von der Schleimhülle bedeckt wurde. Das Tier wurde in ein Glas mit Schlamm gesetzt. Hier führte es längere Zeit sehr energische Bewegungen aus. Die Körperwand des Abdomens wurde durch Kontraktion der Muskulatur verkürzt. Dadurch trat eine Verengung der Wunde und ein Verschluß der Leibeshöhle ein. Nach Verlauf von 1—2 Tagen konnte man einen vollständigen Verschluß der Wunde wahrnehmen und zugleich sehen, wie das angeschnittene Ende mit einer durchsichtigen Kappe von Narbengewebe überzogen war. Im Verlaufe der nächsten Tage war ein stetes Wachsen des Regenerates zu konstatieren. Die Tiere nahmen wieder Nahrung zu sich. Im Verlaufe von 10 Tagen waren die 8 Segmente der Zahl nach gebildet, wenn sie auch noch nicht den normalen Durchmesser hatten. In der Geschwindigkeit, mit der die Schwanzsegmente erneuert werden, stimmt unser Wurm mit Lumbriculus Tubifex u. a. überein. Der regenerierte Teil ist noch lange in seiner Größe und Durchsichtigkeit von den anderen Partien zu unterscheiden gewesen.

Wie diese künstliche Amputation unternommen wurde, so tritt auch zeitweilig eine Selbstverstümmlung ein. Diese mag auf pathologischen Zuständen beruhen. Man sieht derartige Vorgänge nur am Schwanzende und zwar dergestalt, daß sich an der Grenze zweier Segmente eine Furche bildet, die immer tiefer einschneidet und zur allmählichen Abschnürung des hinteren Teiles führt. Der Vorgang wiederholte sich bei einigen Tieren mehrere Male, so daß sie allmählich zugrunde gingen. Fast immer trat die Erscheinung ein, wenn man dem Seewasser, in dem die Tiere waren, zu ihrer Betäubung Chloralhydrat zusetzte. Regelmäßig fand diese Selbstamputation statt, wenn Würmer in Formol gebracht werden. Aber auch sonst konnten sie in reinen Seewasser beobachtet werden. Die amputierten Segmente zeigten längere Zeit große Beweglichkeit. Es trat auch der Fall ein, daß sich diese abgeschnürten Segmente nochmals teilten.

VI. Zur geographischen Verbreitung von Fl. Dipl.

Das Vorkommen von Fl. dipl. ist auf Schlammgründe seichter Meeresgebiete beschränkt. Während meines Aufenthaltes

in der K. K. zoologischen Station in Triest und in der deutschen zoologischen Station in Rovigno wurden fast sämtliche küstennahen

Schlammgründe von Sistiana bis zum Kap Promontore und darüber hinaus in die Bucht von Medolino mit der Dredge abgesucht. In den meisten ist auch der Wurm gefunden worden. Umstehendes Kärtchen zeigt die abgesuchten Schlammgegenden. Die Tiefenzahlen sind in Metern eingetragen. Die mittlere Tiefe beträgt etwa 30 m. In der Bucht von Zaule und Medolino kommt aber auch Fl. dipl. in einer Tiefe von nur 5 m und darunter vor. Nachfolgende Zahlen, die ich der Güte des Herrn Prof. CORI-Triest verdanke, dürften für die Lebensverhältnisse des Wurmes Interesse bieten: Die mittlere Jahrestemperatur beträgt auf der Oberfläche der nördlichen Adria 15° C, am Grunde bei 30 m Tiefe 12° C. Das Temperaturmaximum beträgt an der Oberfläche 24—25°, das Temperaturminimum 5—6° C. Das Maximum des Salzgehaltes ist auf 3,9 %, der Durchschnitt auf 3,6—3,7 % gemessen worden.

Literaturverzeichnis.

1) AUDOUIN et EDWARDS, Classification des Annélides et Description des celles qui habitant les côtes de la France. Ann. sc. nat. 1832.
2) AUGENER, H., Westindische Polychaeten. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge 1906, Vol. XLIII.
3) BERGMANN, Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1902.
4) LO BIANCO, Gli annelidi tubicoli trovati nel golfo di Napoli. Atti Acad. sc. fis. e nat. Napoli 1893.
5) BLES, Report on the Occupation of the Table of the Naples Station. Rep. 61. Neet. Brit. Ass. Adv. Sci.
6) CARUS, Prodomus faunae meditt. 1884.
7) CLAPARÈDE, Annélides chétop. du golfe de Naples 1868.
8) Ders., Recherches sur la structure des Annélides sedentaires 1873.
9) CLAUS GROBBEN, Lehrbuch der Zoologie 1909.
10) COSTA, Description de quelques Annélides nouvelles du Golfe de Naples. Ann. sc. nat. 1841.
11) CUVIER, Le Règne Animal. Mil. Edwards 1829—1830, Bd. II.
12) CUÉNOT, L'étude sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. zool. expér. génér. 1891, 2. sér.
13) Ders., Les globules sanguines et les organes lymphoides des Invertébrés. (Revue critique et nouvelles recherches.) Arch. Anat. Micr. Paris 1897.
14) DANIELSSEN, Reise 1857, 1858.
15) VON DRASCHE, Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten 1885.

16) Dujardin, Observations sur quelques Annélides marines. Ann. sc. nat. 1839.
17) Ehlers, Die Borstenwürmer 1867.
18) Ders., Rep. on the Annelids of the Dredging Exped. of. the W. S. Coast Savoy Stemar „Blake". Mem. Mus. Comp. Zool., Vol. XV.
19) Ders., Die Anneliden der Sammlung Plate. Zool. Jahrb., Suppl., Fauna chilensis 1901, Bd. II.
20) Magellanische Anneliden. Nachr. k. Ges. d. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl. 1900.
21) Ders., Polychaeten der hamb. magell. Sammelreise 1897.
22) Ders., Die Polychaeten des magell. und chilenischen Strandes 1901.
23) Ders., Die bodens. Anneliden aus den Sammlungen der deutschen Tiefseeexpedition 1908.
24) Eisig, H., Monographie der Capitelliden. Fauna u. Flora d. G. von Neapel 1882.
25) Ders., Ichthyotomus sanguinarius. Fauna u. Flora d. G. von Neapel 1906.
26) Fabricius, Fauna groenlandica 1780.
27) Fauel, Recherches sur les otocystes des Annélides Polychétes. Ann. Sc. Nat. 1907, T. VI.
28) Fischer, Das Drehungsgesetz beim Wachstum der Organismen 1886.
29) Ders., Beitrag zum Drehungsgesetz beim Wachstum der Organismen 1887.
30) Freudweiler, Studien über das Gefäßsystem niederer Organismen 1905,
31) von Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere 1903.
32) Gebhardt. Über den funktionellen Bau einiger Zähne. Arch. f. Entwicklungsmechanik 1900, Bd. X.
33) Greef, Die Echiuren 1879.
34) Graber, Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Wirbeltiere 1886.
35) Grube, Aktinien, Echinodermen und Würmer des adriatischen Meeres 1840.
36) Ders., Untersuchungen über die Entwicklung der Anneliden 1844.
37) Ders., Ein Ausflug nach Triest und dem Quarnero 1864.
38) Familien der Anneliden. Arch. f. Naturgesch. XVI, Bd. I, Sep. 1851.
39) Ders., Annulata Örstediana. Vid. Meddel. naturh. Förh., Kopenhagen 1858.
40) Ders., Beschreib. einiger von Herrn Ritter von Frauenfeld ges. Anneliden und Gephyren des roten Meeres. Verh. zool.-bot. Gesellsch., Wien 1868.
41) Ders., Beschr. neuer oder weniger bekannten von Ehrenberg gesammelten Anneliden des roten Meeres. Monatsber. Akad. Wiss., Berlin 1869.
42) Ders., Mitteilungen über die Familie der Chlorhämiden. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Sep. 1876.

43) Grube, Annelidenausbeute S. M. S. Gazelle. Monatsber. Akad. Wiss., Berlin 1877.
44) Ders., Annulata Semperiana. Mem. Akad. Sc., Petersburg 1878.
45) Hansen, G. A., The norwegien North-Atlantic expedition 1876. Zool. Annel. 1882.
46) Hase, Über Regenerationsversuche bei Tubifec. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1890.
47) Haswell, Observ. on the Chlorhaemidae etc. Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales 1891.
48) Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899.
49) Hiss, Über mechanische Grundvorgänge tierischer Formenbildung. Arch. Anat. Phys. 1894.
50) Intosch, M., Annel. Polych. Rep. Voy. Challenger Zool. 1885, Vol. XV.
51) Johnson, Polych. of the Payet Sound Region. Proc. Boston 1901.
52) Joseph, St., Annél. polych. des côtes de France. Ann. sc. nat. zool., S. VIII, 5.
53) Ders., Annél. polych. des côtes de Dinard. Ann. sc. nat. zool., S. VIII, 17.
54) Jourdan, Études anatomique sur le Syphonostoma dipl. Otto. Ann. d. Mus. d. hist. nach Marseille zool. 1887, T. LII.
55) Kinberg, Annulata nova. Övers. af K. Sv. vet. Acad. Förh. 1866.
56) Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1886.
57) Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere 1902.
58) Krawang, Unters. über das Zentralnervensystem des Regenwurmes. Arb. Wien 1905.
59) Krumbach, Beiträge zur Naturgesch. der Greifhaken der Chätognathen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1904.
60) Kükenthal, Die lymphoiden Zellen der Polychaeten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1885, Bd. XVIII.
61) Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1903.
62) Langerhans, Wurmfauna von Madeira. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1880, Bd. XXXV.
63) Leidy, J., Contrib. towards a fauna of the marine invertebrate animals of the coasts of Rhode Island a New-Jersey. Journ. Acad. Phil. 1855.
64) Leisewitz, Über chitinöse Fortbewegungsapparate einiger insbesondere fußloser Insektenlarven 1906.
65) Leydig, Über Phreorytes menkeanus Hoffm. nebst Bem. über den Bau anderer Anneliden. Arch. mikr. Anat. 1865.
66) Leuckart, Zur Kenntnis der Fauna von Island. Arch. f. Naturgesch. 1846.
67) Levinsen, System.-geogr. Overs. over de nord. Annulato. Vid. Meddel. naturw. Förh. Kopenhagen 1886.

68) Livanow, Die Darmmuskulatur der Oligochaeten und Hirudineen. Zool. Anz. 1904.
69) Man, Scoloplos, Beitr. zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1882.
70) Malmgren, Annulata Polychaeta. Övers. af K. vet. Acad. Förh. 1867. Sep.-Abdr.
71) Marenzeller, Zur Kenntnis der adriatischen Anneliden 1884.
72) Ders., Annulaten des Beringsmeeres. Ann. k. k. Hofmuseum, Wien V.
73) Ders., Polych. der Angra-Pequena Bucht. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. III. Spitzbergische Anneliden. Arch. f. Naturgesch. 1889.
74) Meyer, Zur Anatomie und Histologie von Polyopthalmus rictus Clap. Arch. mikr. Anat. 1880.
75) Ders., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. zool. Station Neapel 1887/88, 1906.
76) Ders., Die Abstammung der Anneliden. Biolog. Zentralbl. 1890.
77) Michaelsen, Polych. von Ceylon. Jahresber. Hamb. wiss. Anst., Bd. IX.
78) Moore, Polych. Annelids f. Monterry Bay and S. Diego California. Proc. Acad. Sc. Nat. Phil. 1909.
79) Müller, Regenerationsversuche an Lumbriculus. Arch. f. Entwicklungsm. 1908.
80) Nussbaum u. Rakowski, Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sog. Herzkörpers. Biol. Zentralbl. 1897.
81) Otto, De Sternaspide Thalassemoida et Siphostomata dipl. lochaito. 1820.
82) Quatrefages, Memoire sur la famille des Chorèmiens. Ann. Sc. nat. 1849.
83) Ders., Les Annèles 1865.
84) Rathke, Schriften der naturf. Gesellsch. in Danzig 1835.
85) Ders., Beiträge zur Fauna Norwegens 1843. Nova acta, T. XX.
86) Renier, Osservacione postum di Zoologica Adriatica 1847.
87) Rhode, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polych. 1885.
88) Rosa, Il cloragogo tibico degli oligochete. Neapel 1902.
89) Savigny, System der Anneliden 1809.
90) Sars, Bidrag til Svedrenes Naturhist. 1829.
91) Ders., Diagnoser af nye Annelides fra Christianiafjorden. Vid. Selsk. Christ. Forh. 1871.
92) Schepotieff, Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chätopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1903.
93) Schmarda, Neue wirbellose Tiere 1861.
94) Schneider, K. C., Jahrb. der vergl. Histologie der Tiere 1902.
95) Schneider, G., Über phagozytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligoch. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1896.
96) Ders., Über Phagozytose und Exkretion bei den Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899.

97) SCHWARTZ, Beiträge zu einer Naturgesch. der Tomopteriden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1905.

98) STIMPSON, Marine invertebrates. Grand Manan. 1851.

99) Ders., Descr. of some near marine invertebrates. Proc. nat. hist. Phil. 1856.

100) STUDER, Beiträge zur Naturgesch. wirbelloser Tiere im Kerguelensland. Arch. f. Naturgesch. 1878.

101) SUKATSCHOFF, Über den feineren Bau einiger Cuticula- und Spongienfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899.

102) TAUBER, Annulata Danica 1879, T. I.

103) VEJDOVSKY, Sternaspis 1881.

104) ZÜRCHER, Histologie der Körper- und Darmmuskulatur und des Hämocöls von Owenia. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1909.

Abkürzungen.

bg. = Bindegewebe.
c. = Cuticula.
fm. = Fasermasse.
g. = Blutgefäß.
gk. = Ganglienkern.
gz. = Ganglienzellen.
h. = Epidermis.
he. = Herzkörperepithel.
hf = Hautfadenzellen.
k. = Kern.
mf. = Muskelfaser.
nf. = Nervenfaser.
pz. = Plasmazelle.
rs. = Rückensinus.
rz. = Riechzelle.
sb. = Sinnesborste.
shl. = Sinneshügel.
so. = Statisches Organ.
sz. = Sinneszelle.

Ant. Kämpfe in Jena.

Neueste Veröffentlichungen.

Die Zelle der Bakterien. Vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle. Für Botaniker, Zoologen und Bakteriologen. Von Dr. **Arthur Meyer**, o. Professor der Botanik und Direktor des botanischen Gartens und des botanischen Instituts der Universität Marburg. Mit 1 chromolithographischen Tafel und 34 Abbildungen im Texte. 1912. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Inhalt: I. **Vorrede.** — II. **Die Umgrenzung der Eubakterien und die zu den Eubakterien zu rechnenden Gattungen.** — III. **Die Stellung der Eubakterien im Organismenreiche.** — IV. **Die Zelle der Bakterien.** 1. Die Größe der Bakterienzelle. 2. Allgemeines über den Bau der Bakterienzelle. 3. Der Zellkern. Historisches. Eigene Beobachtungen. 4. Das Zytoplasma. 5. Die Plasmodesmen. Allgemeines. Die Plasmodesmen der Bakterien. 6. Die Geißeln. Allgemeines. Die Geißeln der Bakterien. 7. Die Membran der Zellfäden, Oidien und Sporangien. Morphologie und Biologie der Membran. Die Chemie der Membran der Bakterien. 8. Die Zellsaftvakuole mit der sie umschließenden Vakuolenwand und andere Vakuolen. 9. Allgemeines über die organischen Reservestoffe. 10. Die Reservestoffkohlehydrate der Bakterien. Das Glykogen und das Iogen. Makrochemie der Kohlehydrate. Vorkommen des Glykogens und Iogens bei den Bakterien. 11. Die Fette. Die Reservefette der höheren Pflanzen und der Pilze. Das Fett der Bakterien in chemischer Beziehung. Eigenschaften der Fettropfen der Bakterien. 12. Das Reserveeiweiß im weitesten Sinne, besonders das Volutin. 13. Die Schwefeleinschlüsse. 14. Der im Zytoplasma liegende Farbstoff der Purpurbakterien. Die Farbe der Bakterien. Das spektroskopische Verhalten der Farbstoffe der Purpurbakterien. Beziehungen zwischen dem Farbstoffe und der Reizbewegung der Purpurbakterien. Ist der Farbstoff der Purpurbakterien ein Chromophyll?

Die Ungleichwertigkeit und das Widerspruchsvolle der über die Bakterienzelle handelnden Arbeiten machten es nötig, daß ein Gelehrter, welcher die nötigen botanischen und zoologischen Vorkenntnisse besitzt und sich selbst eingehend mit der Morphologie der Bakterienzelle beschäftigt hat, daran ging, eine Sichtung des spröden Materials vorzunehmen. Es ist auf diese Weise in dem vorliegenden Werk eine grundlegende kritische Darstellung über das Wesen der Bakterienzelle entstanden, die für die verschiedensten Kreise der Naturforscher von besonderem Werte sein wird.

Festschrift zum 60. Geburtstage des Herrn Geheimen Hofrates Prof. Dr. J. W. Spengel. Herausgeg. von **A. Brauer** (Berlin), **L. Döderlein** (Straßburg), **L. Dollo** (Brüssel), **H. Ludwig** (Bonn), **E. L. Mark** (Havard Univ.), **M. Weber** (Amsterdam) und **A. Weismann** (Freiburg). 3 Bände. (Zoolog. Jahrbücher. Supplement 15.) 1912. Preis: 225 Mark.

Erster Band: Arbeiten vorwiegend systematischen Inhalts. Mit 32 Tafeln und 59 Abbildungen im Text. Preis: 75 Mark.

Zweiter Band: Arbeiten vorwiegend anatomischen Inhalts. Mit 41 Tafeln und 212 Abbildungen im Text. Preis: 100 Mark.

Dritter Band: Arbeiten vorwiegend allgemein zoologischen und physiologischen Inhalts. Mit 18 Tafeln und 121 Abbildungen im Text. Preis: 50 Mark.

Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. In Verbindung mit hervorragenden Fachgelehrten herausgegeben von Prof. Dr. **F. Keibel**, LL. D. (Harvand), Freiburg i. B.

Heft XII: **Normal Plates of the Development of Squalus acanthias.** By **Richard E. Scammon**, Harvard medical school, Boston, Mass. U. S. A. With an Introduction by Charles S. Minot, Harvard medical school, Boston, Mass. U. S. A. With 4 Plates and 26 Figures in the Text. 1911. Preis: 30 Mark.

Die Blitzgefährdung der verschiedenen Baumarten. Von Dr. **Ernst Stahl**, Professor der Botanik in Jena. 1912. Preis: 1 Mark 80 Pf.

Inhaltsverzeichnis: Einleitung. I. Häufigkeit starker Blitzschädigung bei verschiedenen Baumarten. II. Ursachen der verschieden großen Blitzbeschädigung der einzelnen Baumarten. Substratbeschaffenheit und Blitzgefährdung. III. Eigenschaften der Bäume und Blitzgefährdung. IV. Oberbeschaffenheit der Baumrinden. Benetzung der Baumrinden. V. Experimentelles. VI. Versuch einer Erklärung [illegible]er verschieden großen Blitzgefährdung einiger verbreiteter Baumarten. Wenig ver[illegible]ährdete Bäume. Stark gefährdete Bäume. Bäume des Mittelmeergebietes. Blitz[illegible]ihrdung tropischer Bäume. VII. Praktische Folgerungen. Literaturverzeichnis.

Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

ACHTUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, EINUNDVIERZIGSTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 5 TAFELN UND 40 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 12 MARK





JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 1. Juli 1912.

Anatomie deutscher Buliminus-Arten.

Von

Karl Beck, Alach.

Mit Tafel VIII—X und 28 Figuren im Text.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Jena.)

Vorbemerkung.

Die bisherigen Untersuchungen der Gattung Buliminus beschränken sich hauptsächlich auf die Beschreibung der Schalen und einzelner Organe, so des Geschlechtsapparates (Schmidt, Moquin-Tandon, Hesse, Paasch) und der Niere (Behme, Plate, Semper). Kürzere Bemerkungen über das Integument finden sich bei Leydig und Semper, über die Fußdrüse bei Andrée. Herr Professor Plate schlug mir vor, eine anatomische Untersuchung der einheimischen Buliminus-Arten vorzunehmen. Der Untersuchung wurden unterworfen aus der Gruppe Zebrina (Held): Buliminus detritus (Müll.), aus der Gruppe Napaeus (Albers): Buliminus montanus (Drap.) und Buliminus obscurus (Müll.) Ich habe die Arten bestimmt nach Clessin, S., Deutsche Exkursions-Mollusken-Fauna, Nürnberg, welchem Buche ich auch die im ersten Abschnitt „Äußere Körperform und Vorkommen“ gegebene äußere Beschreibung der Schale teilweise entlehnt habe.

Ich fühle mich verpflichtet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Plate, zu danken für die mannigfachen Anregungen und das Interesse, welches er meiner Arbeit stets entgegengebracht hat.

Die Untersuchung der einzelnen Organe wurde soweit wie möglich an selbstangefertigten Totalpräparaten vorgenommen. Der histologische Bau wurde an Schnittserien, sowohl durch das ganze Tier, wie auch durch einzelne herauspräparierte Organe studiert. Als Fixierungsmittel benutzte ich hauptsächlich Sublimat-Alkohol (1 Teil absol. Alkohol und 2 Teile Sublimat) und Sublimat-Eisessig (9 Teile Sublimat und 1 Teil Eisessig). Zur Entfernung der Schale wurde das Entkalkungsgemisch von Orth angewandt

(Salpetersäure 3—4 ccm, Alkohol absol. 70 ccm, Aqua dest. 30 ccm, Chlornatrium 0,25 g). Die Entkalkung beansprucht bei öfterem Wechsel des Gemisches, je nach Dicke, Härte und Größe der Schale 1 bis 3 Tage. Zur Färbung im Schnitt wandte ich hauptsächlich Hämatoxylin nach DELAFIELD und VAN GIESONsches Gemisch — Säurefuchsin-Pikrinsäure — an, daneben auch, besonders zum Studium der Zwitterdrüse, Eisenhämatoxylin und Lichtgrün. Zum Färben der Leber sind besonders zu empfehlen: Pikrokarmin-WEIGERT nach dem Rezept von B. RAWITZ (Leitfaden für histologische Untersuchungen, Jena 1895) und Ammonium-Rubin-Pikrat (Pikrinsaures Ammoniak 4,5 g, Rubin S. 1,2 g, Alkohol absol. 60 ccm, Aqua dest. 540 ccm).

Historisches. Interessant ist die Geschichte des Namens Buliminus. Diese behandelt MOQUIN-TANDON in seinen „Remarques critiques sur le genre Bulimus, 1855“ und später in „Mollusques terrestres et fluviatiles de France“. Nach ihm gibt ADANSON in seiner „Histoire naturelle du Sénégal“ 1757 einer Schnecke den Namen Bulin oder Bulinus. Er versteht darunter ein Wassertier mit 2 Tentakeln, und es ist aus Beschreibung und Abbildung unschwer zu erkennen, daß es sich um dasselbe Tier handelt, das DRAPARNAUD später (Tabl.-Moll. 1801) Physa genannt hat. — In J. A. SCOPOLI's „Introductio ad Historiam naturalem“ 1777 findet man ein Genus Bulimus. Als Typus des Genus gibt SCOPOLI eine Figur SWAMMERDAMS (Bibl. nat. I, p. 167, tabl. IX, Fig. 14), welche unverkennbar eine Lymnaea stagnalis darstellt. Er rechnet zum Genus Bulimus außer Lymaeen, Bythinien auch Landformen. Später fügt er in „Deliciae Florae et Faunae Insubricae“ 1786 eine neue Art hinzu, die er für marin hielt; in Wirklichkeit war es aber eine Landschnecke, und zwar der erste (im späteren Sinne gesprochen) „wirkliche“ Bulimus (B. haemastomus). SCOPOLI sagt ausdrücklich, er habe den Genusnamen Bulimus von ADANSON übernommen. Da aber bei ADANSON kein Bulimus erwähnt ist, hat offenbar SCOPOLI versehentlich Bulinus in Bulimus umgewandelt. In BRUGUIÈRE's „Encyclopédie méthodique“ sind Süßwasser-, Meeres- und Landschnecken unter Bulimus vereinigt. DRAPARNAUD beschränkt die Grenzen des Genus Bulimus auf Landtiere. — Es wurde auch vielfach versucht, die Bedeutung des Namens Bulimus zu erklären. Nach MOQUIN-TANDON scheint STUDER (Kurz. Verzeichn. CONCH. in naturw. Anz. Schweiz. Gesellsch. 1820) geglaubt zu haben, daß Bulime von Boulimie (= appétit dévorant) abzuleiten sei; Abt DUPUY

vermutet. daß vielleicht das griechische Wort *Βούλιμος* (= fames bovina) zugrunde liege. — Später wollten STUDER, HARTMANN (1821, Syst. Gasteropod.), BRODERIP (1832, Proced. zool. Soc.) für Bulimus den ursprünglichen Namen Bulinus wieder einführen, obwohl dieser Name den Physas ihrer Zeit zukam. — MOQUIN-TANDON meint, Bulinus bedeute soviel wie petite Bulla und wundert sich daher, daß ADANSON nicht statt Bulinus Bullina gesetzt hat. — Der Name Buliminus in seiner heutigen Bedeutung stammt von EHRENBERG (Symbolae physicae 1831).

I. Äußere Körperform und Vorkommen.

Die Schale von Buliminus detritus ist konisch-eiförmig, dick und undurchsichtig, außen glänzend, rein weiß, oft mit einem Stich ins gelbliche, mit unregelmäßigen bräunlichen, den Zuwachsstreifen parallel laufenden Streifen, welche dem Gehäuse ein zebraähnliches Aussehen geben. Die so gestreiften Exemplare werden von den Autoren als var. radiatus bezeichnet.

Gewinde verlängert, stumpf kegelförmig zugespitzt; Zahl der Umgänge 7—8; Umgänge wenig gewölbt, langsam zunehmend; der letzte Umgang nimmt etwa $^2/_5$ der Gehäusenlänge ein. Naht seicht; Mündung fast senkrecht, ziemlich schmal, spitzeiförmig; Mundsaum nach außen kaum etwas erweitert, scharf, durch eine schwache Lippe verstärkt; am Spindelrand dagegen stark erweitert und umgeschlagen, aber einen mäßig weiten Nabelritz offen lassend. Die Länge des Gehäuses beträgt 20—23 mm, die größte Breite 9,5 mm.

Die größte Länge zeigten die Gehäuse mit wenigen hellen Streifen (Fig. 1, Taf. VIII), die geringste dagegen die mit vielen, intensiv dunkelbraunen Streifen (Fig. 1 *a*, Taf. VIII). Das Innere des Gehäuses erscheint gleichmäßig gelb.

Das Gehäuse von Buliminus montanus (Fig. 2, Taf. VIII) ist verlängert kegelförmig, durchsichtig und feingestreift, unter der Lupe betrachtet feingekörnelt. Seine Farbe schwankt zwischen gelbbraun und dunkelrotbraun. Zahl der Umgänge 8. Mundsaum leicht zurückgebogen mit weißer, ins Violette übergehenden Lippe. Die innere Farbe des Gehäuses ist etwas heller als die äußere. Die Länge der Schale beträgt 16 mm, die Breite 6 mm.

Buliminus obscurus ist ein montanus im kleinen (Fig. 3, Taf. VIII). Sein Gehäuse ist länglich-eiförmig, feingestreift und von dunkelbrauner Farbe. Zahl der Umgänge 7. Mundsaum leicht

zurückgebogen mit schwacher weißer Lippe. Die Länge des Gehäuses beträgt 9 mm, die Breite 4 mm.

Alle drei Buliminen sind rechtsgewunden.

Verletzungen der Schale sind bei Buliminus detritus selten, bei Buliminus montanus und Buliminus obscurus habe ich überhaupt keine gefunden.

Auf den feineren Bau der Schale komme ich später zu sprechen.

Die Skulptur des Integuments, überhaupt die ganze äußere Form von Buliminus ist dieselbe wie die von Helix.

Buliminus detritus ist von gelblicher Farbe, auf dem Rücken etwas dunkler; Buliminus montanus ist schwärzlich, Buliminus obscurus dunkelgrau.

Alle drei Buliminusarten habe ich selbst in der Umgebung von Jena gesammelt. Buliminus detritus ist sehr wärmeliebend und bevorzugt grasige, sonnige, kalkige Bergabhänge; Buliminus montanus lebt unter totem Laube, besonders in Buchenwäldern; Buliminus obscurus sitzt, häufig dicht mit Erde überzogen, an Bäumen und ist an der Rinde nicht leicht zu entdecken.

Die beste Zeit zum Schneckensammeln sind bekanntlich schwüle Regentage, besonders die feuchten Morgen- und Abendstunden.

Die besten Fundorte für Buliminus detritus waren die Sonnenberge und der Johannisberg, wo diese Schnecke in großen Mengen auftritt. Ziemlich selten dagegen ist Buliminus montanus, welchen ich im Rautal fand. Buliminus obscurus, der sehr verbreitet, aber schwer zu finden ist, sammelte ich im Mühltal.

Bei Beginn der kalten Jahreszeit, im November, verkriecht sich Buliminus in die Erde und bildet als Schalenverschluß ein durchsichtiges häutiges Epiphragma. An einem im Winter ausgegrabenen Buliminus detritus fand ich fünf hintereinander ausgebreitete Epiphragmen, welche radial von der Columella nach der äußeren Schalenwand zogen, und deren erstes mit dem fünften einen Winkel von 90° bildete.

Die ersten aus ihrem Winterversteck hervorgekrochenen Buliminen fand ich an einem warmen regnerischen Tage im April.

II. Haut und Schale.

Das Integument von Buliminus ist ein niedriges Zylinderepithel mit länglichen, großen Kernen. Eine deutliche Basal-

membran ist besonders an den Körperseiten vorhanden. Die Flimmern beschränken sich wie bei den meisten Landschnecken auf die Sohle. Das ganze übrige Epithel trägt einen schwachen Cuticularsaum, welcher sich an den seitlichen Lippen bedeutend verstärkt. Die Behauptung SEMPERS und LEYDIGS, daß bei Buliminus radiatus auch die seitlichen Körperwände flimmern wie bei Arion, kann ich also nicht bestätigen. An der oberen Mündung der Fußdrüse schwindet die Cuticula allmählich, und an ihrer Unterseite treten Flimmern an ihre Stelle.

Zwischen den Epithelzellen münden zahlreiche Drüsen, welche ausschließlich dem einzelligen Typus angehören. Es sind hier Schleimdrüsen, Kalkdrüsen und Eiweißdrüsen zu unterscheiden.

Der Fuß ist außerordentlich reich an Schleimdrüsen. Diese stammen ohne Zweifel aus dem Bindegewebe, da alle Übergangsstadien von einer typischen Bindegewebszelle zur sezernierenden Schleimdrüse sehr häufig sind. Die Bindegewebszelle hat einen ansehnlichen runden Kern und mit Hämatoxylin und VAN GIESONschem Gemisch braun färbbares Plasma. Allmählich zieht sich dieses Plasma um den Kern herum zusammen, während die peripheren Partien der Zelle vakuolig werden und sich mehr und mehr blau färben. Durch einen strangförmigen Fortsatz, welcher zwischen die Epithelzellen dringt, münden dann die Schleimdrüsen nach außen.

Besonders drüsenreich ist auch die Oberseite des Schwanzes. Hier finden sich außer Schleimdrüsen die sog. Eiweißdrüsen, deren Sekret aus einem zusammenhängenden Flüssigkeitstropfen besteht, welcher sich mit Hämatoxylin und VAN GIESON gelb, mit Pikrokarmin intensiv rot färbt.

Besonders reich an Eiweißdrüsen ist der Mantelrand, wo auch ihre allmähliche Umbildung von Bindegewebszellen leicht verfolgt werden kann. Das Zellplasma zieht sich um den Kern herum zusammen, und im Zellinnern bildet sich eine Vakuole, welche sich mit einem gelben Sekrettropfen füllt, der dann zwischen den Epithelzellen hindurch nach außen entleert wird. Am Mantelrand finden sich neben Eiweißdrüsen auch Kalkdrüsen. Diese färben sich mit Hämatoxylin und VAN GIESON blau, ähnlich wie die Schleimdrüsen, unterscheiden sich aber unschwer von ihnen durch Bildung von kleinen runden Exkretkörnchen.

Nackendrüse (Fig. 4, Taf. VIII).

Unmittelbar unter dem Mantelwulst fand ich bei Buliminus ein drüsiges Organ, welches ich in der Literatur noch bei keiner

Pulmonate beschrieben fand. Es besteht aus lauter gleichartigen einzelligen Drüsenelementen, welche an der Verwachsungslinie des Mantels mit dem Integument des Nackens nach außen münden. Wegen ihrer Lage will ich sie als Nackendrüse bezeichnen. Nach hinten wölbt sie sich wulstig in die Lungenhöhle vor. Die Drüsenzellen liegen in mehreren Schichten übereinander und nehmen von vorn nach hinten an Größe zu. Da man an konserviertem Material die größten hinteren Drüsenzellen meist entleert findet, erwecken sie leicht den Eindruck von Lakunen. Die Form der Zellen ist die der gewöhnlichen Drüsenzellen der Haut, doch stehen ihnen diese an Größe ganz bedeutend nach. Der große Zellkern (*k*) mit ausgeprägtem Nukleolus liegt, umgeben von spärlichem Protoplasma, am Grunde der Zelle. Das Innere wird ausgefüllt von einer großen Vakuole, in welcher sich eine mit Hämatoxylin und van Gieson gelb färbbare Flüssigkeit befindet. Hierdurch bekommen diese Drüsenzellen, wenn man vom Größenunterschied absieht, große Ähnlichkeit mit den beschriebenen Eiweißdrüsen.

Aus der Lage der Nackendrüse geht ihre Funktion hervor. Ihr Sekret hat den Nacken feucht und geschmeidig zu erhalten und so das häufige Ausstülpen und Zurückziehen des aus der Schale herausragenden Vorderkörpers zu erleichtern. Ich fand die Nackendrüse bei allen drei Buliminus-Arten in gleicher Weise ausgebildet.

Fußdrüse (Fig. 5 u. 6, Taf. VIII).

Die Fußdrüse ist ein gerade gestreckter Schlauch, welcher im oberen Teil des Fußes eingebettet liegt und von dessen Muskulatur umgeben wird. Sie mündet vorn und erstreckt sich nach hinten fast durch die ganze Länge des Fußes. Im Querschnitt hat ihr Lumen die Form einer stark in die Länge gezogenen Ellipse. Von der Decke herabhängende Falten, wie sie von Sarasin für verschiedene Heliceen beschrieben werden, sind bei Buliminus nicht vorhanden. In der Mitte des Bodens verläuft eine seichte Längsrinne.

Die ganze Fußdrüse ist eingehüllt von einem Polster von Bindegewebszellen, welches sich scharf gegen die Fußmuskulatur absetzt. Nur wenige Muskelfasern drängen sich zwischen die Bindegewebszellen.

Die histologische Beschaffenheit von Drüsendach und Boden ist eine durchaus verschiedene. Das Epithel des Daches (Fig. 5, Taf. VIII) ist ein gewöhnliches kubisches Epithel mit runden Kernen

und undeutlichen Zellgrenzen. Hinter dem Epithel liegen die Drüsenzellen, welche aus Bindegewebszellen hervorgehen. Ihre Kerne sind groß und chromatinreich, ihr Plasma engmaschig und intensiv braun färbbar. Sie besitzen meist eine Vakuole (*v*), in welcher zuweilen kleine Exkretgranula sichtbar sind. Durch einen oft sehr langen Fortsatz münden die Drüsenzellen ins Lumen der Fußdrüse. An den Seiten des Drüsenlumens geht das nichtflimmernde Epithel des Daches in das zylindrische Flimmerepithel des Bodens über. Im Epithel des Bodens befinden sich zahlreiche Interzellularräume (Fig. 6, Taf. VIII). Darunter liegen die Drüsenzellen, welche von denen des Daches durchaus verschieden sind. Sie haben die Größe einer Bindegewebszelle und einen chromatinreichen Kern. Ihr Inneres fand ich vollkommen ausgefüllt von kleinen Exkretkörnchen, welche sich mit Hämatoxylin und VAN GIESON grün färben. Diese Exkretkörnchen wandern durch einen schmalen Zellfortsatz in die Interzellularräume des Epithels, wo sie zu größeren kompakten Exkretklumpen verschmelzen, die dann ins Drüsenlumen abgegeben werden. Nach ANDRÉE liegen vorn über dem Eingang in die Fußdrüse von „Bulimus montanus" ein Paar Drüsenpakete, welche er als masses supérieurs bezeichnet. „Chez les Clausilies et les Bulimes, elles (les masses supérieurs) sont délimitées, compactes et flottant dans la cavité du corps." Derartige als scharf umschriebene Massen in die Leibeshöhle ragende masses supérieurs habe ich bei allen drei von mir untersuchten Buliminus-Arten nicht gefunden.

Schale und Schalenbildung.

Zur eingehenderen Untersuchung der Schichten, aus welchen die Schale zusammengesetzt ist, fertigte ich Dünnschliffe an, welche im gewöhnlichen und im polarisierten Licht untersucht wurden. Da sich herausstellte, daß die Schalen von Buliminus montanus und Buliminus obscurus gleich gebaut sind, genügt es, die Schale von Buliminus montanus, welche natürlich stärker ist als die des bedeutend kleineren Buliminus obscurus, näher zu behandeln. Fig. 7, Taf. VIII zeigt ein Stück der Schale, welches kurz hinter dem Mundsaum lag und senkrecht zur Schalenoberfläche und senkrecht zu den äußeren Anwachsfurchen geschliffen wurde. Die äußerste Schicht stellt ein zartes, aus organischer Substanz bestehendes Häutchen, das Periostracum (*per*) vor. Auf sie folgt eine sehr mächtige Schicht, welche aus senkrecht zur Schalenoberfläche stehenden, untereinander parallel laufenden Kristall-

nadeln besteht (*ost 1*). Sie wird durchzogen von zahlreichen Anwachsstreifen, welche der Schalenoberfläche parallel laufen. Der dem Periostracum anliegende Teil dieser Schicht ist intensiv braun gefärbt. Nach unten zu und vorn am Mundsaum nimmt die Intensität der Färbung stark ab und verschwindet schließlich ganz. Diese Schicht ist der Träger der braunen Schalenfärbung. Auf sie folgt eine dritte (*ost 2*), ziemlich dünne Schicht, welche aus in der Längsrichtung der Schicht liegenden, im polarisierten Licht abwechselnd hell und dunkel erscheinenden Bändern besteht und also sog. „Stalaktitenstruktur" (Biedermann) zeigt.

Schicht 2 und 3 (*ost 1* und *ost 2*) fasse ich als Ostracum zusammen. Ein Stück hinter dem Peristom beginnt die letzte Schicht, welche nach hinten an Dicke immer mehr zunimmt. Diese Eigenschaft charakterisiert sie als Hypostracum (*hyp*). Sie ist durchsichtig und zeigt eine deutliche Schrägstreifung.

Da die Schale von dem unter ihr liegenden Körperepithel gebildet wird, müssen sich Beziehungen zwischen beiden feststellen lassen. Zur Untersuchung dienten mir Schnitte durch einen noch nicht ausgewachsenen Buliminus obscurus (Fig. 9). Rings um den Mantelsaum verläuft, wie auch vielfach bei anderen Gehäuseschnecken festgestellt wurde, eine tiefe Furche (*fu*), die Mantelfurche (Sillon palléal von Moynier de Villepoix). Diese zeigt bei Buliminus obscurus ein im Grunde sehr niedriges, nach vorn allmählich höher werdendes Epithel mit runden Kernen. Von den Epithelzellen der Mantelfurche wird das Periostracum als Cuticula abgeschieden. Auf die Mantelfurche folgt nach hinten eine Zone mit sehr hohen, schmalen Epithelzellen (*ost e*) (bandelette palléale von Moynier de Villepoix, Drüsenpolster von Biedermann). Diese haben langgestreckte grundständige Kerne und sind braun gefärbt. Von ihnen wird die obere Schicht des Ostracums gebildet. Die darauffolgenden Zellreihen, von denen dann Schicht 3 (*ost 2*, Fig. 7, Taf. VIII) gebildet wird, werden nach hinten immer niedriger und ihre Färbbarkeit nimmt ab, bis sie in das gewöhnliche Epithel des Intestinalsacks übergehen, welches das Hypostracum ausscheidet (*hyp e*, Fig. 9, Taf. VIII).

Der Bau der Schale von Buliminus detritus weicht stark von dem der beiden beschriebenen Formen ab, worauf ja schon der äußere Vergleich der Schalen schließen läßt. Fig. 8, Taf. VIII zeigt einen Schalenschliff von Buliminus detritus, senkrecht zur Schalenoberfläche und senkrecht zu den braunen Querstreifen von einer der oberen Windungen. Hier folgt auf das Periostracum (*per*)

zunächst eine dünne, aus senkrecht zur Schalenoberfläche stehenden Säulchen gebildete Schicht (*ost 1*). Auf sie folgt eine zweite (*ost 2*), im auffallenden Licht grell weiß, im durchfallenden Licht fast dunkel erscheinende, von sehr wechselnder Stärke. Eine genaue Untersuchung dieser Schicht ist mir nicht geglückt, da sie selbst in sehr dünnen Schliffen fast vollkommen undurchsichtig ist. Wie mir scheint, sind in ihr Körnchen oder Bläschen eingeschlossen. Auf sie folgt eine dritte Schicht (*ost 3*), welche aus senkrecht zur Oberfläche stehenden Blättchen besteht, welche im polarisierten Licht abwechselnd hell und dunkel erscheinen und vielleicht auch durch die darüberliegende Schicht hindurchgehen. Ihr oberer Teil ist hornbraun gefärbt, die unteren Partien werden heller. Unter ihr liegt eine vierte Schicht (*ost 4*), welche wie die untere Schicht des Ostracums von Buliminus montanus (*ost 2*, Fig. 7, Taf. VIII) Stalaktitenstruktur zeigt. Ich fasse diese vier Schichten als Ostracum zusammen. Die unterste Schalenschicht, das Hypostracum (*hyp*), ist in diesem Schliff sehr stark entwickelt und ist in den oberen Windungen etwa so dick wie die darüberliegenden vier Ostracumschichten zusammen. Das Hypostracum wird zusammengesetzt aus feinen Kristallnadeln, welche senkrecht zur Schalenoberfläche stehen.

Aus dieser Schichtenfolge geht hervor, daß die hornbraunen Querstreifen der Schale von Bul. detritus bedingt sind durch das strichweise Fehlen der zweiten Ostracumschicht (*ost 2*), wodurch die darunterliegende braungefärbte dritte Schicht (*ost 3*) von außen sichtbar wird.

Eine Schalenanalyse von Buliminus detritus lieferte Döring. Er fand darin in Prozenten: 98,0847 kohlensauren Kalk, 0,0366 phosphorsauren Kalk, 0,1676 kieselsauren Kalk, 0,0226 kohlensaure Magnesia, 0,1184 Natronverbindungen, 0,0672 Eisenoxyd, 0,0062 Manganoxyd und 1,1876 organische Substanzen.

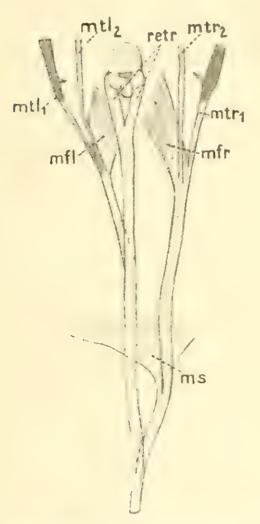
Viel umstritten ist die Frage, ob der kohlensaure Kalk in der Schneckenschale als Kalkspat oder als Aragonit auskristallisiert ist. Graf Bouron glaubte im Gehäuse von Strombus Spaltungsflächen des Kalkspats zu sehen. Rose dagegen hielt den kohlensauren Kalk wegen seines hohen spez. Gew. und der größeren Härte für Aragonit. Biedermann hält die Aragonitstruktur für mindestens fraglich. Um hierüber Klarheit zu gewinnen, wandte ich das bekannte Reagens Kobaltnitrat an, durch welches leicht Aragonit vom Kalkspat zu unterscheiden ist. Eine Schale von Buliminus detritus wurde in der Reibschale pulverisiert

und das Pulver mit verdünnter Kobaltnitratlösung im Reagensglas gekocht. Bleibt dann das Pulver farblos, dann ist Kalkspat, färbt es sich violett, dann ist Aragonit vorhanden. Da der Filterrückstand eine deutliche Violettfärbung zeigte, ist in der Schale von Buliminus detritus und vermutlich auch in der anderer Gastropoden der kohlensaure Kalk als Aragonit kristallisiert.

III. Muskulatur und Bindegewebe.

Da der Bau des Hautmuskelschlauchs von Buliminus der gleiche ist wie bei Helix, will ich gleich zur Beschreibung des Columellarmuskels übergehen.

Der Spindelmuskel ist bei Buliminus wie bei allen beschalten Pulmonaten stark entwickelt (Textfig. 1). Er nimmt seinen Anfang in einer einheitlichen Wurzel, welche an der Columella der untersten Schalenwindung ansetzt und anfangs unter dem Boden der Lungenhöhle, dann in der Leibeshöhle unter dem Darm nach vorn zieht. Die Wurzel spaltet sich bald in zwei ganz unsymmetrische Hauptzweige, einen stärkeren oberen und einen schwächeren unteren.



Textfig. 1. Columellarmuskel.

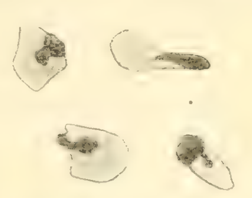
Der untere Hauptzweig versorgt die rechte Körperseite und den Schwanz, der obere die linke Körperseite und den Pharynx.

Der untere Hauptzweig teilt sich nach kurzem Verlauf in zwei ungleiche Äste. Der stärkere von beiden breitet sich über die hintere Leibeswand aus und verliert sich im hinteren Teil des Fußes. Er stellt somit einen Schwanzretractor vor, wie ihn nach Simroth die Clausilien besitzen (*ms*). Der schwächere Ast zieht nach der Vorderseite des Tieres und gibt die Retractoren der rechten Tentakeln ab (mtr_1 und mtr_2). Der Rest teilt sich in mehrere Bündel, welche in den vorderen rechten Fußabschnitt und die untere rechte Körperseite eindringen (*mfr*).

Der obere Hauptzweig teilt sich bald in ein median nach vorn ziehendes und ein seitliches Muskelband. Der mediane Muskel teilt sich wenig hinter dem Pharynx in zwei symmetrische

Pharynxretractoren *(rctr)*, welche an der unteren Seite und in der seitlichen Furche des Pharynx ansetzen. Im Gegensatz zu Buliminus detritus und Buliminus obscurus teilt sich bei Buliminus montanus jeder der beiden Pharynxretractoren nochmals in zwei Bänder. Vom seitlichen Muskelband des oberen Hauptzweiges gehen nach vorn die Retractoren für die beiden linken Tentakeln ab *(mtl*$_1$ und *mtl*$_2$*)*, der Rest verzweigt sich vielfach und tritt in den mittleren und linken vorderen Fußteil ein *(mfl)*.

Histologisch stellt jede Muskelfaser eine einzelne Zelle dar. In ihrem Innern liegt, im Plasma eingebettet, der meist elliptische Kern (Fig. 10, Taf. VIII). Der Mantel der Muskelfaser wird gebildet von kontraktilen Fibrillen. Bei vielen Fasern aus dem Pharynxretractor fand ich, daß die Muskelkerne nicht, wie gewöhnlich in der Mitte der Faser lagen, sondern daß sie zum Teil aus ihr herausragten, oder fast ganz außerhalb lagen (Textfig. 2). Die Muskelfasern werden umsponnen von interfaszikulärem Bindegewebe, welches nach MERTON das Sarkolemm ersetzt. In diesem Bindegewebe liegen hier und da runde, chromatinarme Kerne (Fig. 10, Taf. VIII).



Textfig. 2. Muskelfaserquerschnitte aus dem Pharynxretractor von Bul. detritus.

Querstreifung fand ich bei Muskelfasern nur in einer einzigen Schnittserie durch den Pharynx von Buliminus detritus. Hierbei hatte ich, wie auch sonst oft, als Fixierungsmittel Sublimatalkohol angewandt und mit Hämatoxylin und VAN GIESON gefärbt (Fig. 11, Taf. VIII). Die Querstreifung zeigten merkwürdigerweise nur die im nach hinten gebogenen oberen Teil des Zungenknorpels gelegenen Muskelfasern. Es wechselten hier dunkelgefärbte Querscheiben mit helleren ab. Die helleren Scheiben waren etwa doppelt so breit wie die dunkleren.

Querstreifung bei Mollusken hat schon LEBERT von Limax angegeben, ferner LOISEL in der Schlundkopfmuskulatur von Helix aspersa u. a. Neuerdings hat MERTON den Bau der Muskelfasern besonders bei Planorbis behandelt. Nach seiner Ansicht tritt die Querstreifung nur vorübergehend auf als Produkt der Tätigkeit eines Muskels und verschwindet in der Ruhe wieder. Ihm gegenüber sind VIGIER und VLÈS der Ansicht, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen glatten und Querstreifung zeigenden Muskelfasern auch bei Mollusken besteht.

Ich kann dazu nur bemerken, daß ich bei Bul. detritus trotz gleicher Behandlung der Objekte (Fixierung, Färbung) Querstreifung nur in dem einen Falle nachweisen konnte, und ich mich daher der Ansicht von Merton anschließe.

Bindegewebe. Die gewöhnlichen blasigen Bindegewebszellen haben eine deutliche Zellmembran und einen meist kleinen, wandständigen Kern. Im Innern liegen geringe, schwach färbbare Plasmareste. Dieses Bindegewebe begleitet die größeren Blutbahnen und umhüllt die Ganglien des Schlundrings; es trennt in dünner Schicht die Leber vom äußeren Körperepithel und schiebt sich von hier zwischen die Leberfollikel. Endlich dient es zur Aufhängung des Darmkanals in der Leibeshöhle usw.

Bei Sublimatfixierung findet man in diesen Bindegewebszellen häufig Kalkkörnchen aufgespeichert, welche sich mit Hämatoxylin leicht bläuen.

Diese Körnchen sind bei Bul. montanus ziemlich klein (Fig. 12, Taf. VIII), von einem Durchmesser von 0,2 μ und füllen hier die ganze Zelle aus. Bei Bul. detritus sind sie meist in geringerer Anzahl vorhanden, erreichen aber eine beträchtlichere Größe, bis zu 0,7 μ. An den größeren Körnchen ist eine deutliche konzentrische Schalung wahrnehmbar (Fig. 13, Taf. VIII). Diese Körnerzellen liegen auch überall in der Muskulatur eingesprengt, nur die Muskulatur des Pharynx fand ich stets frei von ihnen. Ein mitotisches Kernteilungsstadium dieser Körnerzellen fand ich im verdickten Anfangsstück des Appendix von Bul. detritus. Auf die besondere Anordnung der Zellen in diesem Organ komme ich später zu sprechen.

Bei allen drei Buliminen findet sich im Bindegewebe Pigment eingelagert. Bei Bul. detritus liegt hinter dem Mantelwulst eine von außen sichtbare Pigmentzone, welche hinten über der Verwachsungslinie vom Mantel mit dem Integument des Nackens endet. Ein dunklerer Pigmentfleck liegt über dem Atemloch. Pigmenteinlagerungen befinden sich auch in anderen, tiefer liegenden Bindegewebspartien, so besonders am Schlundring. Bei Bul. montanus sind charakteristisch die abwechselnden unregelmäßigen Streifen von Pigment und Körnerzellen unter dem Epithel des Intestinalsacks. Hier läßt sich leicht die Haut mit dem Bindegewebe von der darunterliegenden Leber abheben. Legt man die abgehobene Partie in Orthsches Entkalkungsgemisch, so kann man unter dem Mikroskop beobachten, wie der Inhalt der Körnerzellen allmählich gelöst wird und die dazwischen liegenden pig-

mentierten Partien unverändert bleiben. Die Streifen, welche Körnerzellen führen, sind von dem Kalk derselben intensiv weiß gefärbt und schimmern durch die Schale des Tieres hindurch. Bei den meisten Exemplaren von Bul. detritus erscheinen die unter den von außen sichtbaren Teilen der Schalenwindungen liegenden Bindegewebsschichten von weißen Körnerzellen fein punktiert. Bul. obscurus ist von allen drei Formen am kalkärmsten.

IV. Darmkanal.

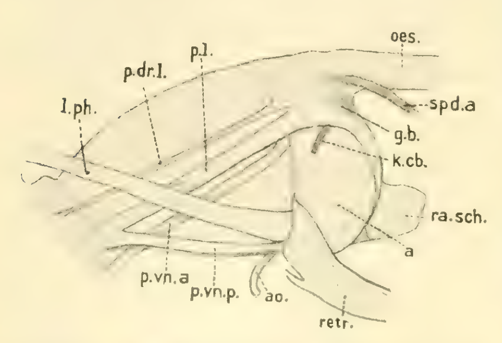
Der Darmkanal beginnt mit der Mundöffnung, einem schmalen senkrechten Spalt, der von einem äußeren Lippenpaar begrenzt wird und in die Mundhöhle führt. Die Wände der Mundhöhle werden von zwei Lippenpaaren gebildet, dem genannten äußeren (*a li*, Fig. 16, Taf. VIII) und einem hinter diesem gelegenen kleineren inneren (*i li*, Fig. 16, Taf. VIII) Lippenpaar, welches den Übergang zur Pharynxhöhle vermittelt. Die obere Grenze zwischen Mund- und Pharynxhöhle bildet der Kiefer (*ki*). Dieser ist gewöhnlich von außen nicht sichtbar; bei in Wasser erstickten Tieren dagegen treten die äußeren Lippen zur Seite, wodurch er in seiner ganzen Breite hervortritt, sodaß dann der Pharynxeingang als **T**-förmiger Spalt erscheint.

Das Epithel der Mundhöhle unterscheidet sich histologisch von der äußeren Haut hauptsächlich durch seine beträchtliche cuticulare Verstärkung. Streifen von Flimmerepithel, wie sie von Semper in der Mundhöhle bei Pulmonaten angegeben werden, ebenso wie Drüsenzellen habe ich bei Buliminus nicht gefunden.

Der Kiefer hat die Form eines Bogens. Seine Oberfläche ist glatt, und erst bei stärkerer Vergrößerung zeigt sich eine feine Streifung ohne vorspringende Mittelpartie. Wie auf Längsschnitten durch den Pharynx sehr deutlich zu sehen ist, stellt der Kiefer histologisch eine cuticulare Ausscheidung des unter ihm liegenden Epithels dar (Fig. 17, Taf. VIII). Er ist zusammengesetzt aus lauter einzelnen zylindrischen Säulchen, deren jedes von einer ganz bestimmten Epithelzelle ausgeschieden wurde. Nach vorn zu verdichten sich diese Säulchen und setzen scharf gegen die helle, nur schwach färbbare Cuticula der Mundhöhle ab, nach hinten dagegen wird der Kiefer nur allmählich dünner und geht ohne scharfe Grenze in die Cuticula der Pharynxhöhlendecke über. Die Streifen parallel der Oberfläche des Epithels weisen offenbar auf das sukzessive Wachstum des Kiefers hin.

Pharynx.

Der Pharynx stimmt in seinen Hauptzügen mit dem von Helix überein. Er hat im großen und ganzen die Gestalt einer Spitzkugel, deren breiteres Ende nach hinten gerichtet ist. Hier treten zu beiden Seiten muskulöse Anschwellungen hervor (Textfig. 3 *a*), zwischen deren unteren Enden die Radulascheide (*ra sch*) als kleiner Zapfen herausragt. Der Pharynx umschließt eine Höhle, aus deren hinteren oberen Teil der Ösophagus (*oes*) austritt. Zu beiden Seiten des Ösophagus münden die Gänge der Speicheldrüsen (*spda*). Unmittelbar unter dem Ösophagus etwas seitlich liegen die Buccalganglien (*gb*), verbunden durch die Buccalkommissur, dem Pharynx auf.



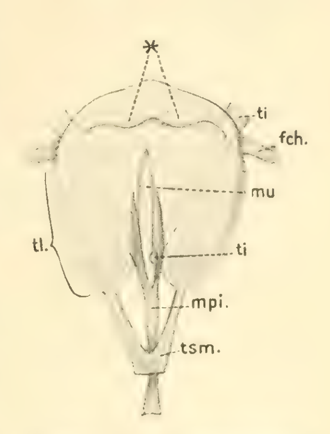
Textfig. 3. Pharynx von Bul. detritus von der Seite gesehen.

Das Epithel der Pharynxhöhle unterscheidet sich nicht wesentlich von dem der Mundhöhle. Es ist ein Zylinderepithel mit basalständigem Kern und starker Cuticula. Das Epithel des Bodens, welches sich über dem Zungenknorpel ausbreitet, die Radula trägt und die Subradularmembran abscheidet, wird nach hinten immer niedriger, unter der absteigenden Radularinne schließlich zu einem Plattenepithel, um dann in der Radulascheide wieder zu Zylinderepithel zu werden. Die Hauptmasse des Pharynx besteht aus Muskulatur und Bindegewebe.

Die Muskulatur wurde an in Wasser erstickten Tieren untersucht, welche mit Boraxkarmin leicht angefärbt wurden, wodurch die einzelnen Bündel, unter der Lupe untersucht, deutlich hervortraten. Um die Anordnung und Wirkungsweise der Pharynxmuskeln zu erläutern, muß ich zunächst näher auf die äußere Form des Zungenknorpels eingehen, da an ihm die wichtigsten Muskeln inserieren.

Man kann am Zungenknorpel (Textfig. 4) zwei Partien unterscheiden, eine untere, welche aus zwei symmetrisch angeordneten Teilen besteht, deren obere Enden konvergieren und durch Muskelfasern verbunden sind (*mu*), und eine obere einheitliche Partie,

welche zu den beiden unteren Teilen in einem stumpfen Winkel nach hinten biegt (s. auch Fig. 16*zk*, Taf. VIII). An der oberen Partie treten nach hinten zwei kleine Vorsprünge hervor (Textfig. 4*). Obere und untere Partie gehen an der breitesten Stelle ineinander über. Diese breiteste Stelle bezeichnet zugleich die Grenze, oberhalb deren der Zungenknorpel ausschließlich als Stützbalken der Radula zu betrachten ist und keinem Muskel als Insertionsbasis dient.



Textfig. 4. Zungenknorpel mit ansetzenden Muskeln, von hinten gesehen.

Außen ist der Zungenknorpel von einer bindegewebigen Faserschicht, deren Fasern parallel zur Oberfläche laufen, überzogen (Fig. 18, Taf. VIII). Der Zungenknorpel selbst besteht in seiner Hauptmasse aus Bindegewebszellen mit eingelagerten Muskelfasern. Die Bindegewebszellen sind große Zellen mit klarem Inhalt und einem runden Kern mit verteiltem Chromatin. Die Muskelfasern laufen in der Regel von der vorderen Oberfläche des Zungenbalkens zur hinteren und sind an ihren Enden stark verbreitert. Nach der Mitte des vorderen oberen Teils des Zungenknorpels nehmen die Muskelfasern zu. In der Literatur finden sich häufige Angaben von quergestreifter Muskulatur im Zungenknorpel von Pulmonaten. Bei Buliminus detritus konnte ich nur in einer meiner Schnittserien vom Pharynx (trotz gleicher Fixierung mit Sublimatalkohol und gleicher Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield und van Gieson) und zwar nur im oberen Teil des Zungenknorpels deutliche quergestreifte Muskelfasern feststellen (Fig. 11, Taf. VIII).

Ich will nun zunächst zur Beschreibung der inneren Pharynxmuskulatur übergehen, welche zur Bewegung des Zungenknorpels und damit der Radula dient. Diese Muskeln stimmen im allgemeinen mit den von Amaudrut bei Helix beschriebenen überein, ich will daher seine Bezeichnungen beifügen (Textfig. 4).

An der ganzen äußeren Seite der beiden unteren Teile vom Zungenknorpel, also von dessen breitester Stelle bis zum unteren Ende, inseriert ein breiter bandförmiger Muskel, tenseur supérieur lateral (*tl*, Textfig. 4), welcher in die muskulöse Pharynxwand übergeht.

Ein anderer Muskel schließt sich an die Insertionsstelle des vorigen an, beginnt also jederseits am unteren Ende des Zungenknorpels. Beide Teile konvergieren nach hinten ziehend und vereinigen sich zu einem breiten Bande, tenseur supérieur médian (*tsm*), das zum unteren Teil der absteigenden Radularinne führt.

Unweit der Insertionsstelle des *tsm*, an den inneren einander zugekehrten beiden Schenkelseiten des Zungenknorpels ansetzend, zieht jederseits nach vorn mit schräger Richtung von innen nach außen der tenseur inférieur *(ti)* und endigt da, wo die Radula seitlich aufhört.

Ferner setzt an der breitesten Stelle des Zungenknorpels jederseits ein Muskel *(fch)* an, der schräg von innen nach außen, von oben nach unten und von hinten nach vorn geht. Er durchbricht jederseits die Wand des Hohlraums unter der Radula und geht in die äußere Pharynxmuskulatur über, mit welcher seine Fasern nach dem Munde zu verfolgt werden können. Amaudrut nennt ihn, da er mit dem Zungenknorpel die Radula nach vorn und von oben nach unten zieht, muscle protracteur et fléchisseur des cartilages.

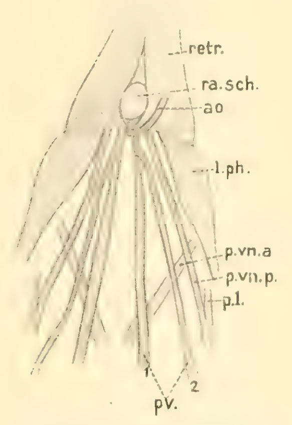
Endlich inseriert jederseits an der unteren Hälfte der nach hinten gekehrten Innenseiten der Zungenknorpelschenkel der muscle papillaire inférieur (*mpi*). Beide vereinigen sich bald zu einem Bündel. das dann zwischen den beiden seitlichen Schenkeln des Muskels *tsm* hindurchgeht und sich bis in die Unterseite der Papille erstreckt.

Es folgt nunmehr die Beschreibung der Muskulatur der Pharynxwand, welche von der von Amaudrut bei Helix beschriebenen erheblich abweicht (Textfig. 3).

An den unteren Seitenteilen des Pharynx, unmittelbar vor den oben erwähnten seitlichen Anschwellungen, setzen die beiden großen Retractoren an, welche zum Columellarmuskel gehören (*retr*). Von der Ansatzstelle der Retractoren verläuft eine deutliche Furche bis über die Hälfte des Pharynx nach oben. Von dieser Furche gehen nach hinten *(a)* Muskelfasern ab, welche von der einen Seite des Pharynx nach der anderen gehen. Von diesen ziehen die oberen oberhalb der Radulascheide vorbei; die tiefer entstehenden, welche gleiche Richtung wie die vorigen haben, treffen auf die Radulascheide und setzen sich auf deren Oberfläche fort, und nur ein kleiner Teil zieht an der Unterseite der Papille von einer Seite nach der anderen.

Die oberen Fasern werden zum Teil bedeckt von einer feinen transparenten Schicht, welche von der Unterseite der Radulascheide sich auf der Hinterseite des Pharynx nach oben zieht, die Buccalganglien und die obere Seite der Ösophagusmündung bedeckt. Die Seiten dieser transparenten Schicht sind bedeutend kräftiger als das Mittelstück und gehen in zwei Muskeln über, welche nach vorn ziehen. Von diesen endet der obere kleinere, protractor dorsalis lateralis *(p. dr. l.)*, etwas seitlich über dem Kiefer, während der größere untere, protractor lateralis *(p. l.)* unterhalb der seitlichen Kieferenden in die Körperwand übergeht. Der protractor lateralis vereinigt sich an seinem vorderen unteren Ende mit einem Muskelbande, protractor ventralis posterior *(p. vn. p.)*, welches etwas seitlich von der Medianlinie auf der unteren Seite des Pharynx unmittelbar vor den Ansatzstellen der großen Retractoren endigt. Direkt über dieser Ansatzstelle von *p. vn. p.* zieht der levator pharyngis (*l. ph.*) als breites Band nach vorn und oben, und mündet wenig seitlich über dem Kiefer in die Körperwand.

Unterhalb des protractor lateralis inseriert auf der hellen Furche der protractor ventralis anterior *(p. vn. a.)* und führt unter dem protractor ventralis posterior und dem levator pharyngis hinweg nach vorn, und mündet fast in der Medianlinie unter dem Pharynx.



Textfig. 5. Die Muskeln der Unterseite des Pharynx.

Vor dem Eintritt der Aorta in die Unterseite des Pharynx geht jederseits ein Muskel, der sich bald in zwei Äste teilt, nach vorn, wo ein Ast fast in der Mitte, der äußere etwas mehr zur Seite unter dem Pharynx endet, protractores ventrales (*p. v.*) (Textfig. 5).

Die Radulascheide ist von unbedeutenden Längs- und Quermuskeln nach der Art eines Handschuhfingers eingehüllt. Nur ein ansehnlicher Muskel, m. papillaire supérieur (*mps* Fig. 16, Taf. VIII) verläßt die Radulascheide, bedeckt den hinteren Teil des Pharynx und endigt, sich nach oben hin verbreiternd, an der unteren Seite des Ösophagus zwischen den beiden Buccalganglien. Er zieht also vom hinteren Ende der Radulascheide nach oben und entspricht so in gewisser Weise dem ebenda ausgehenden und nach vorn zum Zungenknorpel ziehenden Muskel *mpi*.

Die Muskulatur des Pharynx habe ich bei Bul. detritus untersucht, aber bei Bul. montanus und Bul. obscurus den Eindruck gewonnen, daß auch bei ihnen ganz gleiche Verhältnisse obwalten.

Radula.

Der vordere Teil der Radula bedeckt den Boden der Buccalhöhle und hat dem darunter liegenden oberen vorderen Teil des Zungenknorpels entsprechend die Form eines Löffels (Textfig. 6). Vom oberen hinteren Ende des Zungenknorpels an geht sie abwärts und schmiegt sich zwischen die beiden Schenkel desselben, sodaß sie eine Rinne bildet, welche nach hinten geöffnet ist. Ihr hinteres Ende, welches diese Gestalt beibehält, ist in die Radulascheide, die hintere papillenartige Ausbuchtung der Pharynxwand, eingeschlossen.



Textfig. 6. Form der Radula.

Die Radulascheide umschließt in ihrem hinteren Teile den Bildungsherd der Radula.

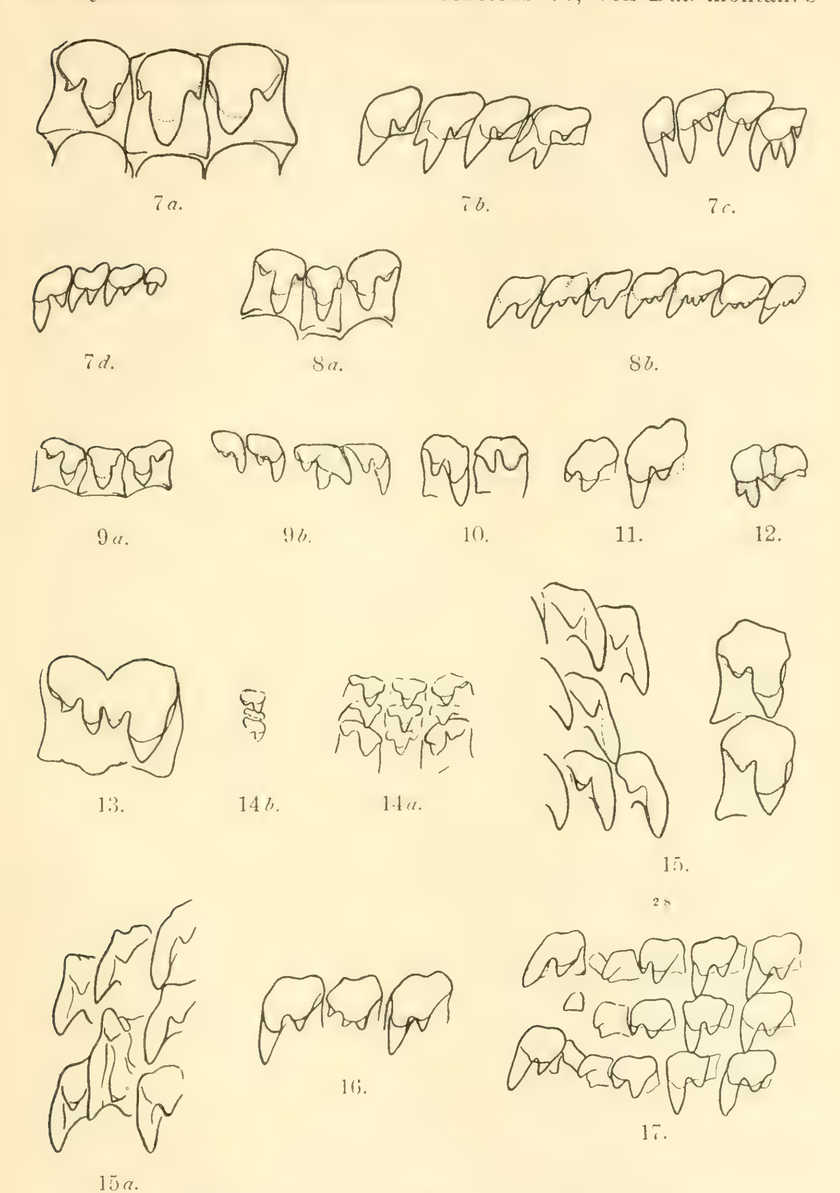
Die Radula selbst besteht aus einer länglichen, durchsichtigen Membran, deren Oberfläche die Zähne aufsitzen. An der Insertionsstelle jedes Zahnes befindet sich eine besonders an den Seiten scharf konturierte Platte, die Fußplatte.

Die Zähne sind in Längs- und Querreihen angeordnet. Jede Querreihe besteht aus einem in der Mitte gelegenen Rhachiszahn mit einer großen mittleren und zwei kleinen seitlichen Spitzen und mehreren Lateralzähnen mit je einer nach der Mitte zu gelegenen großen Spitze und einer seitlichen kleineren (Textfig. 7*a*). Die Lateralzähne werden nach den Seiten der Radula zu immer kleiner und schwächer ausgeprägt (Textfig. 7*a*, 7*b*, 7*c*, 7*d*). Ein deutlicher, besonders charakterisierter Marginalzahn ist bei den Buliminen nicht vorhanden.

Der Rhachiszahn ist bei Buliminus detritus ungefähr ebenso groß, wie die Lateralzähne (Textfig. 7*a*), bei Bul. montanus dagegen ist er erheblich kleiner als diese (Textfig. 8*a*), und nur wenig kleiner ist er bei Bul. obscurus (Textfig. 9*a*). Der Zahnrücken der Rhachiszähne von Bul. montanus und auch von Bul. obscurus zeigt eine deutliche Kimme, bei Bul. detritus dagegen nicht.

Nach Martens und Wiegmann beträgt die Anzahl der Zähne einer Querreihe bei Bul. detritus 81, bei Bul. montanus 67 und bei Bul. obscurus 53, die einer Längsreihe bei Bul. detritus

168, bei Bul. montanus 150, bei Bul. obscurus 115. Ich fand in der Querreihe von Bul. detritus höchstens 77, von Bul. montanus



Textfig. 7—17. Radulazähne (Vergr. Ok. 4. D.).

59—71 und von Bul. obscurus 45, in der Längsreihe bei Bul. detritus 121—151, bei Bul. montanus höchstens 167 und bei Bul. obscurus 109 Zähne. Es lautet hiernach die Radulaformel für

$$\text{Bul. detritus: } \frac{38-40 \cdot 1 \cdot 38-40}{121-168}$$

$$\text{Bul. montanus: } \frac{29-35 \cdot 1 \cdot 29-35}{150-167}$$

$$\text{Bul. obscurus: } \frac{22-26 \cdot 1 \cdot 22-26}{109-115}$$

Unregelmäßigkeiten im Bau der Radula. Ganz auffallend ist das überaus häufige Vorkommen von Unregelmäßigkeiten in der Zusammensetzung der Radula der drei Buliminen. Ich möchte zunächst auf die Unregelmäßigkeiten, welche einzelne Querreihen zeigten, näher eingehen. So fand ich bei Bul. obscurus etwa in der Mitte der Radula zwischen zwei normal großen Querreihen eine solche mit auffallend kleinen, verkümmerten Zähnen (Textfig. 14*a*). Die Verkümmerung verstärkte sich noch nach den Seiten zu, wo die Zähne dieser Reihe überhaupt nur noch aus je einer queren Leiste ohne irgendwelche Zahnspitzen bestanden (Textfig. 14*b*). Die Entstehung dieser Mißbildung kann ich mir nur erklären durch die Annahme eines vorzeitigen Vorrückens der Radula zu der Zeit, als diese Zahnreihe gerade gebildet wurde, bevor also die Zähne ihre normale Größe erreicht hatten.

Noch merkwürdiger als diese Unregelmäßigkeit erscheint mir das Auftreten von Querreihen von beiden Seiten her, welche nach der Mitte zu mehr oder weniger plötzlich endigen, sodaß der Abstand der vorhergehenden und nachfolgenden Reihe zunächst ziemlich beträchtlich ist, sich aber nach der Mittellinie zu dem normalen mehr und mehr nähert. Bei Bul. detritus fand ich eine solche Reihe, welche auf der rechten Seite der Radula bis zur 21., auf der linken bis zur 17. Längsreihe reichte (Textfig. 15 und 15*a*). Der letzte Zahn rechts war mit dem derselben Längsreihe angehörenden der folgenden Querreihe stark verwachsen. Die Größe der Zähne dieser beiden seitlichen eingeschobenen Teilreihen ist in diesem Falle durchgehend normal.

Einen ähnlichen Fall fand ich in der Radula eines anderen Bul. detritus. Hier reichte eine Teilreihe vom seitlichen Rande der Radula bis zur 26. Längsreihe (Textfig. 17).

Dem Auftreten einer derartigen Teilreihe auf der einen Seite der Radula scheint immer ein solches auf der anderen Seite zwischen denselben Querreihen zu entsprechen, und beide Teilreihen scheinen ziemlich symmetrisch zur Mittellinie der Radula zu enden.

Ich möchte noch hervorheben, daß das Auftreten dieser Teilreihen bei den Buliminen keineswegs konstant ist, etwa wie bei Gadinia peruviana, wo immer nach 15 bis 20 Vollreihen eine eingeschobene Reihe mit beträchtlich geringerer Anzahl von Zähnen auftritt, sondern daß es sich hier um abnorme Fälle handelt.

Ganz bedeutend häufiger als diese Unregelmäßigkeiten im Bau von Querreihen sind diejenigen, welche den Längsreihen angehören; man kann wohl sagen, daß solche in jeder Radula von Buliminus vorkommen. Hierher gehören zunächst alle krankhaften Veränderungen eines Zahnes. So waren an Zähnen der 11. Längsreihe der linken Seite einer Radula von Bul. montanus die langen Spitzen stark verkümmert (Textfig. 10), ebenso bei einem Bul. detritus die der 21. Längsreihe (Textfig. 11); auch der Zahn der 28. Längsreihe in Textfig. 17 gehört hierher. Ein anderer Zahn (Textfig. 16) besaß drei kleine Spitzen. Häufig findet man bei Lateralzähnen statt der üblichen Zweizahl der Spitzen, einer medianen langen und einer lateralen kurzen, deren drei, wobei einmal die mediane normal ausgebildet ist und zwei laterale vorhanden sind, welche an Größe hinter der einer normalen lateralen Spitze erheblich zurückstehen (Textfig. 8 *b*, zweiter Zahn) oder in anderen Fällen ebensogroß sind wie diese (Texfig. 7 *c*). Andere Zähne zeigen zwei mediane Spitzen, die entweder annähernd gleich groß sind (Textfig. 7 *b*), oder deren eine erheblich dominiert (Textfig. 7 *b*, zweiter Zahn). Textfig. 9 *b*, dritter Zahn, zeigt einen Zahn mit zwei starken medianen Spitzen und einer übernormal großen lateralen.

Auch Verwachsungen zweier Zähne finden sich häufig. So zeigt Textfig. 13 eine wenig über bloße Berührung hinausgehende Verwachsung der Zähne der 2. und 3. Längsreihe einer Radula von Bul. detritus. (Hierbei sind übrigens die Spitzen des rechten Zahnes bedeutend mächtiger ausgebildet als die des linken.) Als eine weitgehende Verwachsung zweier Zähne ist auch der Zahn der Textfig. 7 *c*, vierter Zahn, zu deuten. Textfig. 12 zeigt nur die Verschmelzung der Platten zweier unregelmäßig ausgebildeter Zähne.

Auffallende Abnormitäten an den Rhachiszähnen habe ich nicht gefunden.

Es braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß das Vorkommen von Zahnverkümmerungen auf der einen Seite der Radula ein symmetrisches Vorhandensein derselben auf der anderen Seite durchaus nicht erfordert.

Besonders wichtig aber ist, daß alle Zahnverkümmerungen stets der ganzen Längsreihe zukommen, der sie angehören, und daß ich keine Fälle gefunden habe, wo etwa der vordere Teil einer Längsreihe normal, der hintere anormal war. Auch abnorme Bildungen nur an einem einzigen Zahn einer im übrigen normalen Längsreihe konnten nicht festgestellt werden, wobei ich natürlich absehe von solchen aus den vordersten Querreihen, welche infolge der Abnutzung beim Fressen stumpf geworden sind.

Ich werde später auf diese Resultate zurückkommen.

Bildung der Radula. Bekanntlich wird die Radula von den Odontoblasten gebildet, welche zu einem scharf differenzierten Polster vereinigt im hinteren Teile der Papille liegen. Da ich mich eingehender mit der Radulabildung von Bul. detritus beschäftigt habe, will ich zunächst kurz auf die diesbezügliche Literatur eingehen.

Rücker fand bei Helix pomatia fünf Zellen zur Bildung eines Zahnes und der dazugehörigen Partie der Grundmembran. Er behauptet, daß von diesen die Zellen α und β, welche am weitesten nach hinten gelegen sind, den Anstoß zur beginnenden Zahnbildung geben. „Der noch unfertige Zahn wird durch das dem sogenannten Zungenkeim aufsitzende Epithel weiter gebildet und vollendet.“ Die übrigen drei Zellen bilden die Grundmembran, während das basale Epithel nur eine dünne Subradularmembran, die mit ersterer nur in schwacher Verbindung steht, bildet. „Soll die Entwicklung nicht ins Stocken geraten, dann muß eine der rückwärts gelegenen Zellen die Rolle von α übernehmen, während diese mit jener von β sich befaßt“ und so fort, sodaß also die Odontoblasten ihre Funktion ständig wechseln und schließlich, ersetzt durch Zellen des dahinterliegenden Epithels, in das basale vordere Epithel übergehen.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte Sharp, der die Abscheidung eines jeden Zahnes von einer einzigen Zelle, Zelle 4, ausgehen läßt, die nach einmaliger Ausübung ihrer Funktion abstirbt und durch Teilung der hinter ihr liegenden Zelle 5 wiederersetzt wird. „Die Kappen der Zähne werden von den Zellen der äußeren Partie der Zungenscheidenpapille gebildet.“

Nach Rössler beteiligen sich bei Pulmonaten und Opisthobranchiern an der Bildung eines Zahnes zunächst vier resp. fünf Zellen, während das unter jedem Zahn liegende Stück der Basalmembran von einer einzigen Zelle abgeschieden wird. „Die Odontoblasten werden nach Bildung eines Zahnes nicht durch neue, von

hinten nachrückende Zellen ersetzt, sondern die nämliche Zellgruppe erzeugt alle Zähne einer Längsreihe. Das die Radula überlagernde Epithel bildet eine Schmelzschicht auf die Zähne.“

Auch Schnabel findet fünf Querreihen von Odontoblasten, von denen die vorderste die Basalmembran bildet, während die anderen gemeinschaftlich den Zahn absondern. Die Basalmembran kann später verstärkt werden, aber die Zähne werden nicht weiter verändert, sodaß also auch die Zellen des oberen Epithels sich in keiner Weise an ihrer Bildung beteiligen. Auch nach Schnabels Ansicht dienen die Odontoblasten nur zur Absonderung eines einzigen Zahnes, worauf sie zu gewöhnlichen Epithelzellen werden.

Ferner beschäftigte sich Miss Sollas mit der chemischen Zusammensetzung und der Entstehung der Radula und sagt von den Odontoblasten: „Starting from the indifferent cell mass from which they arise by cell-division, they become elongated and form a set of cells which possess as a whole a definite and constant shape. They secrete chitin first for the teeth, next for the basal membrane and are then described as exhausted. But they now pass on and become the youngest cells of the basal epithelium“ usw.

Dem Epithel des Pfropfs spricht Miss Sollas eine Mitwirkung an der Weiterbildung der Zähne zu.

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß allgemein fünf Odontoblasten für einen Zahn angegeben werden[1]), während besonders über zwei Punkte Uneinigkeit herrschte, nämlich erstens über die Frage, ob die Odontoblasten von hinten her ersetzt werden, oder ob dieselben eine ganze Längsreihe von Zähnen bilden, und zweitens über die Frage, ob das obere Epithel sich an der Zahnbildung beteiligt oder nicht. Die Odontoblasten werden ersetzt nach Rücker, Sharp, Schnabel, Sollas und Bloch (dieser nimmt bei Paludina vivipara an, daß die gleiche Odontoblastengruppe sich an der Bildung mehrerer Zähne beteiligt), und nur Rössler läßt dieselben Odontoblasten alle Zähne einer Längsreihe bilden.

Die zweite Frage wird bejaht von Rücker, Sharp, Rössler, Sollas und auch von Bloch für Paludina vivipara, und verneint von Schnabel.

---

1) Übrigens sagt Rössler an einer Stelle, daß bei Pulmonaten Gründe vorliegen, welche die Annahme einer Doppelreihe gerechtfertigt erscheinen lassen.

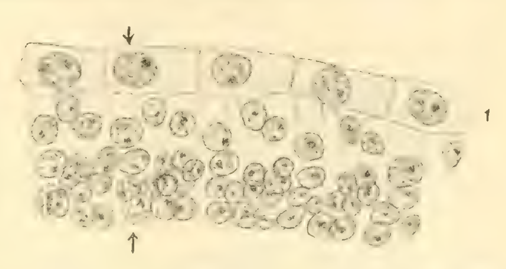
Allgemein wird ferner stillschweigend angenommen, daß bei Bildung des Rhachiszahnes trotz seiner abweichenden Gestalt dieselben Verhältnisse obwalten wie bei den lateralen Zähnen.

Da die von den Odontoblasten gegebenen Abbildungen sich durchweg auf sagittale Längsschnitte bezogen, studierte ich sie zunächst auch nach diesen. Hierbei fand ich im günstigsten Falle auch die Fünfzahl bei Bul. detritus wieder (Fig. 19, Taf. VIII). Die vorderste Zelle zeichnete sich durch ihre annähernd kubische Gestalt und geringere Höhe von den übrigen aus, welche zylindrische Gestalt besaßen.

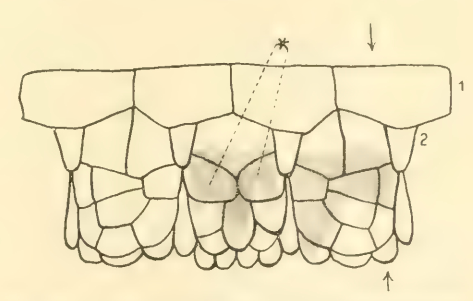
Auch war der Zellkern der vordersten Zelle größer als der aller übrigen. Alle Kerne waren chromatinarm und besaßen einen Nucleolus. Es fiel mir nun beim näheren Studium der Serienlängsschnitte auf, daß bei einer Schnittdicke von etwa 5 μ jeder vierte Schnitt die charakteristische Fünfzahl von Zellen zeigte, die dazwischen liegenden drei dagegen nicht. Bei diesen schien die Zahl der Zellen ganz regellos zu sein; nur ein negatives gemeinsames Merkmal kam ihnen zu: keiner von ihnen zeigte in der vordersten Zelle einen Kern. Hieraus und aus der Kombination der Zahnstücke, welche auf jedem Schnitt zu sehen waren, schloß ich, daß nicht eine Längsreihe von fünf Odontoblasten einen Zahn bilden konnte, sondern daß bei Bul. detritus eine größere Anzahl von ihnen vorhanden sein mußte. Da ich zum weiteren Studium dieser Verhältnisse Flächenbilder für am günstigsten hielt, versuchte ich trotz der außerordentlichen Kleinheit des Objektes die Radulapapille aufzuschneiden, den Bindegewebepfropf herauszupräparieren und so das ganze Odontoblastenpolster freizulegen. Es gelang mir in mehreren Fällen; und wenn meist auch keine Zellgrenzen zu sehen waren, so konnte ich doch eine periodische Wiederkehr von bestimmten Lagebeziehungen der Kerne konstatieren (Textfig. 18). Die vorderste Odontoblastenquerreihe war kenntlich außer ihrer Lage durch die größeren Kerne. Die zugehörigen Zellen zeigten deutliche Zellgrenzen und hatten die Form eines Rechtecks, das doppelt so lang als breit war. Die Zellen lagen mit ihren Breitseiten aneinander. Hinter jeder dieser großen Zellen lagen kleinere, von denen vier ganz auffallend auf einer geraden Linie lagen, welche von vorn nach hinten gerichtet war, während die anderen weniger charakteristisch gelagert schienen. Textfig. 18 zeigt ein solches Flächenbild von Odontoblasten der rechten Seite. Hier liegen hinter jeder großen Zelle 14 kleine, von denen immer die linken vier in der be-

zeichneten geraden Linie liegen. Diese vier Kerne mußten auf Sagittalschnitten getroffen werden; wurde dazu noch der Kern der vorderen großen Zelle getroffen, so mußte natürlich die charakteristische Fünfzahl der Odontoblasten herauskommen. Da nun aber die Breite jeder vorderen großen Zelle derjenigen eines Zahnes entsprach, so schloß ich daraus, daß zur Bildung jedes Zahnes mit Basalmembran 15 Odontoblasten gehören mußten. Kontrolle auf Längsschnitten bestätigte meine Annahme.

Leider traten auf den Flächenpräparaten die in Bildung begriffenen Zähne nicht genügend hervor wegen der Dicke und der hieraus resultierenden Lichtschwäche des Objektes; ich sah mich daher genötigt, um die Lage eines sich bildenden Zahnes auf den Odontoblasten feststellen zu können, Flächenschnitte durch das Odontoblastenpolster zu machen. Durch Kombination dieser Flächenschnitte ergab sich das schematisierte Bild Textfig. 19. Dieses stellt die Odontoblasten des Rhachiszahnes und seiner beiden benachbarten lateralen Zähne dar. Die Lage des Rhachiszahnes und des rechten lateralen Zahnes ist auf der Textfig. 19 eingetragen. Die Durchsicht der sagittalen Schnittserien ergab, daß Zelle ε (Fig. 19, Taf. VIII) allein zur Bildung der Basalmembran dient. Dasselbe würde also für die oberste Zellenreihe der Textfig. 18 und 19 gelten. Die zweite aus ungleich gebauten Gliedern bestehende Zellenreihe (Textfig. 19, *2*) scheidet die Fußplatte der Zähne ab (entsprechend δ in Fig. 19, Taf. VIII). Die seitlichen drei Zellen dieser Reihe gehören zu den lateralen Zähnen, die mittleren drei zum Rhachiszahn. Alle übrigen hinter diesen liegenden Zellen bilden die obere Zahnpartie mit den



Textfig. 18. Flächenbild der Odontoblasten der rechten Seite (Vergr. Ok. 2. Imm.).



Textfig. 19. Odontoblastengruppe eines Rhachiszahnes und der beiden benachbarten lateralen Zähne. Rekonstruiert aus Flächenschnitten.

Spitzen. Den stumpfen Winkel, den die beiden Zellen * miteinander bilden, entspricht offenbar die Kimme, welche man am Rhachiszahn von Bul. montanus und Bul. obscurus bemerkt.

Aus der Abbildung geht hervor, daß jede Zelle, welche die Basalmembran bildet und somit auch das von ihr gebildete Stück derselben nicht als zu einem Zahn gehörig anzusehen ist, sondern daß zu jeder Odontoblastengruppe zwei Bildungszellen der Basalmembran gehören, von denen jede aber zur Hälfte wieder der nächsten Odontoblastengruppe angehört. Es gehören also bei Bul. detritus zu einem lateralen Zahn (Basalmembran nicht mitgerechnet) 14 und zum Rhachiszahn 16 Odontoblasten, wie aus Textfig. 18 und 19 ersichtlich ist.

Beim Vergleich der Odontoblasten der lateralen Zähne mit denen des Rhachiszahnes (Textfig. 19) scheint mir aus der Ähnlichkeit der Form und aus der Anordnung der nach rechts gelegenen Odontoblasten des rechten und der nach links gelegenen des linken Lateralzahnes mit den entsprechenden Odontoblasten des Rachiszahnes hervorzugehen, daß die Odontoblastengruppe des Rachiszahnes aus der Verschmelzung der Odontoblastengruppen zweier lateralen Zähne, eines rechten und eines linken, entstanden zu denken ist, und daß somit der Rhachiszahn eine im Laufe der Phylogenie neu erworbene Zahnform darstellt.

Hierzu kam dann sekundär die Verkleinerung des Rhachiszahnes.

Auf die Entstehung des Rhachiszahnes durch Verschmelzung zweier Lateralzähne wies bereits PLATE bei Aneitella berghi hin. Hier besitzen die Lateralzähne zwei Basalplatten, eine nach vorn und eine nach hinten gelegene, die Rhachiszähne also entsprechend vier, zwei nach vorn und zwei nach hinten gerichtete.

Dies würde also als ein Zwischenstadium anzusehen sein zwischen primitiveren Formen ohne Rhachiszahn (bei einigen Raublungenschnecken) und höheren mit echtem Rhachiszahn (bei Buliminus, Helix usw.).

Zum Schluß möchte ich darauf hinweisen, daß zur Bildung eines Zahnes von Helix pomatia, wie ich mich selbst an einem Flächenpräparat überzeugte, auch mehr als fünf Odontoblasten gehören, und daß diese in ähnlicher Weise angeordnet sind wie bei Buliminus detritus.

Nunmehr will ich auf den ersten schon oben erwähnten strittigen Punkt eingehen, nämlich auf die Frage, ob die Odontoblasten von hinten her ersetzt werden, oder ob sie eine ganze

Längsreihe von Zähnen bilden. Ich muß mich entschieden Rösslers Ansicht anschließen, da ich weder bei irgend einer der zahlreichen Schnittserien noch bei den Flächenpräparaten von den Radulabildungszellen einen Übergang von den Odontoblasten in das vordere basale Epithel fand. Außerdem werde ich in meiner Ansicht bestärkt durch die Auffindung der sehr zahlreichen Verstümmelungen und Verwachsungen von Zähnen, welche, wie ich bereits hervorhob, sämtlich durch die ganze Längsreihe hindurchlaufen und nicht plötzlich an einer beliebigen Stelle der Radula auftreten oder wieder verschwinden. Einen weiteren Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht sehe ich darin, daß ich bei der Durchsuchung der vielen Reibplatten nicht eine einzige Verkümmerung eines einzelnen Zahnes ohne Beziehung zu der zu ihm gehörigen Längsreihe fand.

Die Annahme, daß die Odontoblasten in das vordere basale Epithel übergingen, würde das Auftreten eines einzelnen anormalen Zahnes natürlich sehr wohl ermöglichen, die Zahnverkümmerungen und Verwachsungen durch die ganze zugehörige Längsreihe dagegen schwerlich erklären können. Außerdem erscheint es mir sehr unwahrscheinlich, daß die Odontoblasten ihre Funktion ständig ändern sollten.

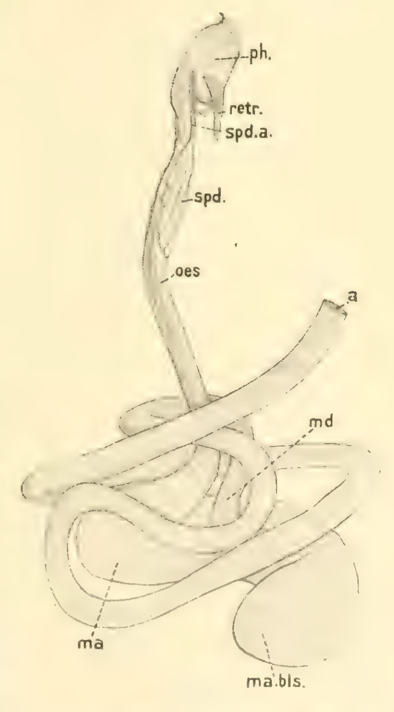
Uneinigkeit herrscht außerdem über die Frage, ob sich das obere Epithel an der Zahnbildung beteiligt oder nicht. Um hierüber Klarheit zu gewinnen, muß ich zunächst auf die verschiedene Färbbarkeit vom vorderen und hinteren Teil der Radula eingehen, welche ich auf Sagittalschnitten, gefärbt mit Hämatoxylin und van Gieson, untersucht habe. Die neugebildeten Zähne, sowie die ganze unter ihnen liegende Basalmembran sind nur leicht gefärbt, und deshalb ist auch die Grenze zwischen Zahn und Basalmembran bei den jüngsten Zähnen meist schwer zu sehen. Wenn ich die Radula weiter nach vorn verfolgte, fiel mir auf, daß der obere Teil der Zähne sich immer intensiver färbte. Die Färbbarkeit ging schließlich auch auf die Fußplatte über und endlich von dieser auf die Basalmembran. Gleichzeitig mit dem Eintreten der Färbbarkeit der Basalmembran wird zunächst der obere Teil jedes Zahnes und weiter nach vorn schließlich der ganze Zahn mit Fußplatte ganz unfärbbar und hat nun sein endgültiges gelbliches chitiniges Aussehen. Die Färbbarkeit der Basalmembran wird nach vorn größer; es bleibt aber immer ein basaler Streifen übrig, der sich durch die ursprüngliche geringe Färbbarkeit auszeichnet. Auffallend ist der Beginn jeder Änderung der Färbbar-

keit von oben her. Ferner ist festzustellen, daß die Größe der Radulazähne von hinten nach vorn etwa bis zum Austritt der Radula aus der Papille unter Beibehaltung der ursprünglichen Form zunimmt. Es geht hieraus hervor, daß der Zahn nach seiner Entfernung von den Odontoblasten tatsächlich noch Veränderungen erfährt. Da diese Veränderungen stets an der oberen Seite eines Zahnes einsetzen und allmählich vom Zahn auf die Zahnplatte und schließlich auf die Basalmembran übergehen, so müssen sie auf den Einfluß des oberen Epithels zurückzuführen sein.

Dieses ist ein Zylinderepithel, das im hinteren Ende der Papille in Zellhaufen ohne deutliche Zellgrenzen übergeht. Die fadenförmigen, zerfaserten Enden dieser hinteren Zellen ziehen nach den Zähnen herab und umgeben sie (Fig. 19, Taf. VIII). Weiter entfernt vom Odontoblastenpolster vereinigen sich die Zellen zu Gruppen, welche die Zähne von allen Seiten fest umfassen; und von da ab, wo die Zähne ihre endgültige Größe und ihr chitiniges Aussehen bekommen haben, ist das Zylinderepithel von einer immer kräftiger werdenden Cuticula bedeckt, welche gleichfalls die Zähne fest umhüllt. Ich halte letzteres mit Rössler für einen cuticularen Sperrapparat, der mechanisches Zerren der Radula während des Freßaktes in der Papille verhindert. Man könnte sich wohl denken, daß durch allzustarkes Zerren beim Fressen dieser Sperrapparat einmal versagen könnte, sodaß sich infolgedessen der Zug auf den in der Papille gelegenen Teil der Radula übertragen würde, und ein eben in Bildung begriffener Zahn vor seiner endgültigen Fertigstellung von den Odontoblasten losgerissen würde; vielleicht wäre hierdurch das oben erwähnte Vorkommen der verkümmerten Zahnquerreihe eines Bul. obscurus (Textfig. 14*a* u. 14*b*) zu erklären. Nach alledem scheint mir in der Frage, ob das obere Epithel an der Zahnbildung beteiligt ist, Miss Sollas das Richtige getroffen zu haben, wenn sie schreibt: They are evidently not formed, as Rössler suggested, as a special secretion apposed to the outer surface of the tooth as first formed, but rather by intussusception.

Durch eine besondere histologische Struktur zeichnet sich der Pfropf aus, der sich in den hinteren Teil der rinnenförmigen Radula hineinlegt. Die Grundsubstanz besteht aus faserigem Bindegewebe, in welches blasige Zellen mit homogenem hellem Inhalt eingelagert sind (Fig. 14, Taf. VIII). Jede dieser blasigen Zellen besitzt eine eigene Membran und einen runden Kern mit verteiltem Chromatin, der frei im Lumen der Zelle zu liegen scheint. Es

finden sich vielfach in ihnen amitotische Kernteilungsstadien. In dem homogenen Inhalt treten oft schwach gefärbte, bröcklige Massen auf, welche MERTON, der dieses „vesikulöse" Gewebe zuerst beschrieb und abbildete, für Chromidien hält. Nach den Seiten und nach hinten werden die blasigen Zellen seltener, und es findet sich schließlich nur noch feinfaseriges Bindegewebe mit eingestreuten Kernen, von denen aus sich eine feinkörnige Substanz zwischen die Bindegewebsfasern schiebt (Fig. 15, Taf. VIII). Im Gegensatz zu MERTON, welcher bei seinen Objekten die gleichen Kernbilder im hinteren Teil des Pfropfes fand wie im vorderen, fand ich bei Buliminus die Gestalt der Kerne der vorderen und mittleren Partie stark verschieden von denen der hinteren und peripheren. Die Kerne dieser Teile waren besonders auffallend durch ihre außerordentlich wechselnde Form. Sie waren vielfach stark eingeschnürt, gelappt, hantelförmig oder gedreht und zeigten nur selten eine einfache elliptische Form. Der Pfropf bietet nach MERTON der Radulascheide einen gewissen Schutz und verhindert, daß sie bei Kontraktionen schädigende Deformationen erleidet.



Textfig. 20. Darmkanal von Bul. detritus.

Ösophagus.

Am hinteren oberen Teil des Pharynx beginnt, wie bereits erwähnt, der Ösophagus (Textfig. 20, *oes*) und durchzieht, durch die Geschlechtsorgane stark nach links gedrängt, die Leibeshöhle, um dann dicht am Columellarmuskel in den Eingeweidebruchsack emporzusteigen. Hier windet er sich einmal um die Columella herum und erweitert sich dann allmählich zum Magen. Besonders von der Dorsalwand springen hohe Längsfalten in das Lumen des Ösophagus vor. Das Epithel ist zylindrisch mit basalständigen Kernen. Die Epithelzellen der Faltenscheitel zeigen eine deutliche Bewimperung, welche den tiefliegenden Teilen vielfach fehlt.

Schleimdrüsen gibt es im Ösophagus von Buliminus nicht. Die Muskulatur des Ösophagus zeigt wie die des ganzen Darmkanals eine innere Längsmuskelschicht und eine äußere Ringmuskelschicht. Dem Anfangsteil des Ösophagus liegen die Speicheldrüsen auf.

Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen bestehen aus einem rechten und einem linken Lappen, welche auf der Unterseite des Ösophagus miteinander verwachsen sind. Von jedem der beiden Lappen aus zieht ein Speichelgang am Ösophagus entlang nach vorn, durch den Schlundring hindurch und mündet seitlich vom Ösophagus, etwas vor ihm. Eine Nebenspeicheldrüse, wie sie Nalepa an der Mündung der Speichelgänge in den Pharynx von Helix fand, gibt es bei Buliminus nicht. Histologisch bestehen die Speicheldrüsen aus Drüsenzellen, welche mit Hämatoxylin und van Gieson eine verschiedene Färbung zeigen (Fig. 20, Taf. IX). Am auffallendsten sind große runde Zellen, deren Inhalt in einem intensiv blau färbbaren Schaum besteht, welcher den Kern oft nur schwach erkennen läßt. Dieser ist groß, oft von unregelmäßiger Gestalt und sehr chromatinreich. Neben diesen blauen Zellen gibt es helle, deren spärliches Plasma eine schwach braune maschige Struktur besitzt. Der Kern dieser Zellen ist meist elliptisch und auch reich an Chromatin. Zwischen beiden Zellarten gibt es die verschiedensten Übergänge. Die Drüsenzellen münden zunächst in kleine Speichelgänge, welche von Plattenepithel mit runden Kernen ausgekleidet sind. Diese wiederum vereinigen sich zum Hauptausführgang der Speicheldrüsen, welcher kubisches Epithel mit schwachem Cuticularsaum besitzt. Simroths Angabe, daß erst der einheitliche freie Speichelgang außerhalb der Drüsenmasse von Epithel ausgekleidet sei, trifft also für Buliminus nicht zu.

Magen.

Der Magen, dessen hinteres Ende blind endigt (Textfig 20, *ma bls*) stellt eine starke Erweiterung des Darmkanals dar. Die Erweiterung beginnt innen an der Columella; von hier aus verdrängt der Magen allmählich die um ihn herumliegende Leber, sodaß seine Hauptmasse von außen sichtbar wird. Er hat die Länge einer ganzen Windung. In den inneren unteren Teil des Magens münden die beiden Lebergänge ein (Fig. 21 u. 23, *hep g*, Taf. IX). Die Magenwand zeigt außer vielen kleinen zwei größere Längsfalten, welche aus dem Ösophagus kommen, und von denen

eine in die Mündung des unteren Leberlappens, die andere über beide Lebermündungen hinweg zum Blindsack führt (Fig. 23, f_1 u. f_2, Taf. IX). Der Magen ist ausgekleidet von Zylinderepithel mit basalständigen elliptischen Kernen und Cuticularsaum. Die Zellen haben ein körniges Protoplasma und zeigen an den Seiten deutliche Längsstreifung. Solche Längsstreifung fand auch ELLERMANN in den Darmepithelien bei Helix nach Sublimatfixierung und Färbung mit Eisenhämatoxylin und wies nach, daß es sich hierbei nicht um Protoplasmafasern handelt, sondern daß sie durch Faltung der Zelloberfläche nach der Längsachse verursacht wird. Von Becherzellen voll Schleim, welche von RINA MONTI auch im Magenepithel beschrieben werden, ist der Magen von Buliminus frei.

Leber. Die Leber von Buliminus ist ebenso gebaut wie die von Helix. Sie zerfällt äußerlich in zwei große Hauptteile, einen vorderen, der vom Mitteldarm in verschiedene kleinere Lappen geteilt wird, und einen hinteren, welcher die letzten Windungen des Tieres vom Magen an ausfüllt und die Follikel der Zwitterdrüse beherbergt (Fig. 21, Taf. IX). Die Leber stellt eine zusammengesetzte azinöse Drüse dar, deren Hauptstämme sich vielfach verästeln, und deren Drüsenelemente mannigfaltig verzweigte Follikel bilden. Sie wird eingehüllt von der Körperwand und der darunter liegenden Bindegewebeschicht, von welcher aus Fortsätze tief zwischen die Follikel dringen.

Die Lebertubuli weisen die drei charackteristischen Zellarten auf, welche BARFURTH als Leberzellen (= Resorptionszellen von BIEDERMANN, = Körnerzellen von FRENZEL), Fermentzellen (= Sekretzellen v. B., = Keulenzellen v. F.) und Kalkzellen bezeichnet hat (Fig. 22, Taf. IX).

Die Leberzellen (*lz*) sind zylindrisch gebaut und ragen oben oft keulenförmig erweitert in das Lumen der Acini. Sie besitzen einen basalständigen elliptischen Kern mit verteiltem Chromatin, bei Bul. obscurus meist mit deutlichem Nucleolus. Das Protoplasma ist leicht granuliert und schließt viele kleine Bläschen ein, deren jedes ein kleines rundes Körnchen enthält. Diese Körnchen sind bei Anwendung von VAN GIESONscher Lösung nach dem Lumen der Acini zu schwach gelblich gefärbt; ihre Färbbarkeit nimmt zu nach dem Innern der Zelle.

Die Fermentzellen (*fz*) sind ausgezeichnet durch den Besitz einer großen Vakuole, welche fast die ganze Zelle ausfüllt. Der Kern ist durch die Vakuole an die Zellbasis gedrückt. In der Vakuole liegen mehrere gelb bis braun gefärbte Sekretkörner.

Junge Fermentzellen (fz_1) besitzen oft mehrere kleinere Vakuolen mit je einem Sekretkorn. Durch Verschmelzung der kleineren entsteht dann die große Vakuole.

Die Kalkzellen (*kz*) haben kegelförmige Gestalt, wobei die Basis des Kegels vom Follikellumen abgewandt ist. Sie besitzen einen großen Kern mit ausgeprägtem Nucleolus. Das Protoplasma ist bläulich gefärbt und hat eine maschige Struktur. Zwischen den Maschen liegen kleine runde violette Granula. Im oberen Teil der Kalkzellen findet sich meist ein nach Anwendung von VAN GIESONscher Lösung gelbbraun, von Pikrokarmin karminrot gefärbtes Korn etwa von der Größe des Zellkernes, eingeschlossen in eine Vakuole.

Am häufigsten sind die Leberzellen. Die Ferment- und Kalkzellen sind in geringerer Anzahl vorhanden. Die Kalkzellen liegen meist in den Ecken der Acini.

Das Epithel der Gallengänge besteht aus zylindrischen Zellen mit basalständigen Kernen und starkem Flimmerbesatz.

Von der vorderen Lebermündung aus ziehen zwei Falten nach dem Mitteldarm und werden hier von einer höheren Falte, die in der hinteren Lebermündung ihren Ursprung hat, überdeckt (Fig. 23, Taf. IX). Die beiden niedrigeren Falten der vorderen Lebermündung werden immer kleiner und verschwinden sehr bald, während die große, die ersteren überdeckende, noch eine große Strecke weit in den Mitteldarm (*md*) verfolgt werden kann. Solche Längsfalten wurden bereits von GARTENAUER bei Helix pomatia gefunden. Das Epithel der Falten ist das gleiche wie das des Mittel- und Enddarms. Es ist ein hohes Zylinderepithel mit zahlreichen blaugefärbten Schleimdrüsen von flaschenförmiger Gestalt mit langem Hals und dazwischen liegenden Stützzellen mit starker Flimmerung (Fig. 24, Taf. IX). Die langgestreckten Kerne der Flimmerzellen sind mittelständig und von einem hellen Plasmahof umgeben. Die Kerne der Drüsenzellen sind kugelrund und tiefer gelegen als die der Flimmerzellen.

Mittel- und Enddarm.

Der Mitteldarm steigt zunächst abwärts (Textfig. 20, *md*), geht einmal um die Columella und den Ösophagus herum, steigt dann wieder abwärts und wird von außen sichtbar. Durch eine verkehrt **S**-förmige Windung teilt er dann den unteren Leberlappen, wie oben erwähnt, in mehrere Lappen, wobei er nach vorn eng an Perikard und Niere grenzt und nach hinten fast den

Anfangsteil des Magens berührt. Schließlich erreicht er die Höhe der Windungen und zieht, von außen immer sichtbar, abwärts in die Lungenhöhle. Vor der Eintrittsstelle des Mitteldarmes in die Lungenhöhle liegt nach GARTENAUER bei den Landpulmonaten ein System vielzelliger, schlauchförmiger Drüsen mit netzförmig verflochtenen Ausführungsgängen. Diese Angabe kann ich für Buliminus nicht bestätigen.

Der nun folgende Enddarm zieht in gleicher Weise durch das Lungenhöhlendach zum After, der mit dem Atemloch, gegen dieses etwas zurückgeschoben, nach außen mündet (Textfig. 26, *rec.*).

Das Rectum zeigt starke Faltung und nach dem Ende zu verstärkte Muskulatur.

Der Bau und Verlauf des Darmkanals ist bei den drei Buliminen durchaus der gleiche; nur vermisse ich bei Bul. obscurus die hohen Dorsalfalten des Ösophagus.

V. Geschlechtsorgane.

Der Geschlechtsapparat von Buliminus ist wie der von Helix nach dem diaulen Typus gebaut, d. h. ein weiblicher und ein männlicher Gang münden in ein gemeinsames Atrium genitale. Der allgemeine Verlauf der Geschlechtsorgane ist bei Bul. detritus (Fig. 25*a* u. 25*b*, Taf. IX), Bul. montanus (Fig. 26, Taf. IX) und Bul. obscurus (Fig. 27, Taf. IX) folgender:

Aus der Zwitterdrüse entspringt der vielfach gewundene Zwittergang (*zw. g.*), welcher gemeinsam mit der Eiweißdrüse (*ed.*) in den Spermovidukt (*spov.*) mündet. An dieser Stelle befindet sich die Samentasche. Dem Eisamenleiter liegt eine von außen sichtbare, aus vielen kleinen Schläuchen zusammengesetzte Drüse auf, die Prostata. Etwas unterhalb der Stelle, wo die Prostata nach vorn endet, teilt sich der Spermovidukt in einen kleinen Gang, das Vas deferens (*vd.*), und in einen großen, den Ovidukt (*od.*). Weiter nach vorn vereinigt sich der Ovidukt mit dem Stiel des Receptaculum seminis, welcher sich am freien Ende zu einer dem Spermovidukt aufliegenden Blase, dem Receptaculum seminis, erweitert (*rec. sem.*). Am Stiel des Receptaculum seminis befindet sich ein langer Divertikel, welcher der Prostata aufliegt (*div.*). Die Vereinigung von Ovidukt und Stiel des Receptaculum seminis heißt Vagina (*vag.*). Das Vas deferens mündet in den hinteren Teil des Penis (*pe.*). Vom vorderen Teil des Penis zweigt sich ein wohlentwickelter Penisanhang, der Appendix (*app.*) ab. Penis

und Vagina vereinigen sich zu einer gemeinsamen Mündung, dem Atrium genitale (*atr. g.*).

Zwitterdrüse.

Die Zwitterdrüse ist eingebettet in den oberen Leberlappen (Fig. 21 *zwd.*, Taf. IX). Sie ist zusammengesetzt aus vielen, in Gruppen nebeneinanderliegenden Acinis, in welchen nebeneinander Eier und Spermatozoen gleichzeitig entstehen. Die einzelnen Acini verjüngen sich in ihrem vorderen, der Columella zugewandten Teil und münden in einen gemeinsamen Raum, aus welchem der Zwittergang austritt.

Der zellulären Wandschicht jedes Acinus sitzen die Sexualzellen auf. Die Eizellen werden rings von flachen Zellen umgeben, den Nährzellen (Fig. 28, Taf. IX). Der Kern der Eizellen oder das Keimbläschen ist sehr groß und wird von einer scharf konturierten Membran umgeben. Im Keimbläschen liegt ein ansehnlicher, kreisrunder Keimfleck, umgeben von unregelmäßig geformten Klümpchen von zusammengeballtem Chromatin. Das Keimbläschen ist heller gefärbt als das umgebende Protoplasma, welches mit Eisenhämatoxylin und Lichtgrün stark gebläut wird und eine maschige Struktur zeigt. Der Kleimfleck erscheint mit derselben Färbung mit feinen Granula gleichmäßig dicht angefüllt. In vielen Eizellen war der überaus größte Teil des Chromatins zu einem Klumpen vereinigt von der Größe des Keimfleckes. Andere Kerne enthielten einen oder zwei große Chromatinklumpen ohne Keimfleck. Endlich fand ich Keimbläschen, welche stärker grün tingiert erschienen als der Keimfleck. Die in demselben Tier vorkommenden Eier befinden sich meist annähernd in demselben Entwicklungsstadium, sodaß alle Stadien sich in derselben Zwitterdrüse nicht finden.

Im Lumen der Acini liegen die männlichen Geschlechtszellen. Diese sind gruppenweise um eine Nährzelle herum fächerförmig angeordnet. Die Kerne der Nährzellen zeichnen sich vor denen der gewöhnlichen Wandzellen durch ihre besondere Größe aus, haben meist bohnenförmige Gestalt und sind dicht angefüllt mit kleinen Chromatinkörnchen. In demselben Follikel finden sich die verschiedensten Entwicklungsstadien der Spermatogonien. Bei einigen ist das Chromatin in vielen kleinen Körnchen im Zellkern verstreut, bei anderen hat es sich zu fadenförmigen Chromosomen verdichtet. In anderen Stadien hat das Chromatin sich zu wenigen, ich zählte bei Bul. detritus meist 14, Klumpen zusammengeballt,

welche durch feine Fäden miteinander in Verbindung stehen. Sodann fand ich die verschiedenen Stadien der Reifeteilung. In mehreren, besonders günstig getroffenen Teilungsstadien konnte ich für Bul. detritus 28 Chromosomen feststellen. Nach den Reifeteilungen hat die Spermatide einen schwach färbbaren, bläschenförmigen Kern mit einigen wenigen dunkleren Chromatinklumpen. Ihr Zelleib ist in die Länge gestreckt, und zwischen dem Centrosom (*ce*), welches der Peripherie der Zelle zustrebt, und dem Zellkern ist eine ganz feine dunkle Verbindungslinie, der Achsenfaden, sichtbar (Fig. 29, Taf. IX). In der Nähe des Achsenfadens liegt der Nebenkern (*nk*). Die weiteren Veränderungen bestehen in der Langstreckung des Zelleibes, in der Verlängerung des Achsenfadens und in der Verdichtung des Chromatins im Kern, sodaß dieser kleiner und intensiver färbbar wird. Durch nun folgende Streckung des Kerns, der jetzt vollkommen homogen erscheint, entsteht das keilförmige Kopfstück des Spermatozoons. Der Nebenkern verschwindet, der Achsenfaden verlängert sich bedeutend und das Protoplasma legt sich dicht um ihn herum. Das Kopfstück bekommt bald eine geschlängelte Form, aus der schließlich der endgültige korkzieherartig gewundene Kopf des fertigen Spermatozoons hervorgeht, wie ihn Fig. 29*a*, Taf. IX zeigt. Die so gestalteten Spermatozoen sitzen in Bündeln ihrer Nährzelle auf, lösen sich später von ihr ab und gelangen in den Zwittergang.

Bemerkenswert ist die Beobachtung, daß alle Samenzellen, welche um dieselbe Nährzelle gruppiert sind, stets genau demselben Entwicklungsstadium angehören.

Zwittergang. Der Zwittergang hat zunächst einen wenig geschlängelten Verlauf, je mehr er sich aber der Eiweißdrüse nähert, um so häufiger werden seine Windungen; gleichzeitig nimmt sein Volumen beträchtlich zu. Besonders die letzten größeren (Fig. 30 *b*, Taf. IX) Windungen sind vielfach geknäuelt und mögen so den Eindruck von einem Haufwerk von Blindsäckchen machen, wie sie v. Martens bei den drei Buliminen gefunden haben will. Das Ende des Zwitterganges stellt ein kurzes enges Rohr dar, welches in den Hohlraum zwischen Eiweißdrüse und Spermovidukt mündet. Der Zwittergang ist ausgekleidet von gewöhnlichem Zylinderepithel mit basalständigen, runden Kernen. Nur eine durch den ganzen Gang ziehende Längsleiste ist mit Flimmerzellen ausgestattet (Fig. 30*a*, Taf. IX). In den an der Zwitterdrüse gelegenen größeren Windungen wird diese Leiste und mit ihr das ganze Epithel niedriger. Das letzte kurze Stück des

Ganges ist ringsum von Flimmerzellen ausgekleidet (Fig. 30 *c*, Taf. IX). Der Zwittergang ist umgeben von Bindegewebe mit starken Pigmenteinlagerungen.

Beim erwachsenen Tier fand ich die letzten erweiterten Windungen des Zwitterganges dicht mit Spermatozoen angefüllt; sie sind daher als Speicher für das reife Sperma aufzufassen.

Eiweißdrüse.

Die Eiweißdrüse liegt am Beginn der zweiten Windung und ist teilweise von außen sichtbar. Ihre äußere Form ist bedingt durch die sie umgebenden Organe. Sie grenzt nach hinten an den unteren Leberlappen und wird durch das Vorderende des Magens in zwei Zipfel geteilt, welche besonders bei Bul. detritus und Bul. montanus deutlich hervortreten. In seitlichen Furchen liegen der Anfangsteil der verkehrt **S**-förmigen Mitteldarmwindung und das Anfangsstück des Enddarms.

Die Eiweißdrüse wird gebildet von eng aneinanderliegenden Drüsenschläuchen, welche in ein gemeinsames geräumiges Lumen münden. Jeder Drüsenschlauch ist innen ausgekleidet von einem Plattenepithel (*e*), zwischen dessen Zellen die tiefer gelegenen Drüsenzellen ausmünden (Fig. 32, Taf. IX). Diese besitzen einen basalständigen, großen, runden Kern mit ausgeprägtem Nukleolus. Das Sekret der Drüsenzellen besteht aus größeren und kleineren, unregelmäßig gestalteten Klumpen, welche sich mit Hämatoxylin nach Heidenhain und van Giesonschem Gemisch dunkelbraun, mit Hämatoxylin und Ammoniumrubinpikrat intensiv blau färben. Jeder Drüsenschlauch wird eingehüllt von einer zarten Bindegewebshülle. Die Kerne dieser Hülle sind im Gegensatz zu denen der Drüsenzellen arm an Chromatin, länglich und sehr viel kleiner als diese. Das Lumen der Eiweißdrüse mündet in den Spermovidukt.

Diese gemeinsame Übergangsstelle von Eiweißdrüse, Spermovidukt und Zwittergang ist ein geräumiger Hohlraum mit einer Anzahl blindsackartiger Aussackungen. Das Ganze ist von Flimmerepithel ausgekleidet. Diese Stelle wird von Meisenheimer bei Helix pomatia „Befruchtungstasche“ genannt, weil in ihr die aus dem Zwittergang kommenden Eier befruchtet werden. Daneben hat sie nach Meisenheimer den Zweck, den zur Bildung der Spermatophore bestimmten Samen in sich anzusammeln und als kompakte Masse abzugeben. Diese Funktion glaube ich bei Buliminus dem erweiterten Teil des Zwitterganges zuschreiben

zu müssen, da ich diesen beim erwachsenen Tier vollgepfropft mit Spermatozoen fand, während der dünnere Anfangsteil und das kleine Endstück desselben leer waren. Auch entspricht die Menge des hier angehäuften Spermas durchaus derjenigen, welche ich in Spermatophoren vorfand; die „Befruchtungstasche" würde dagegen hierfür viel zu klein sein. Daß aber in ihr die Eier vom fremden Sperma befruchtet werden, halte ich für sehr wahrscheinlich, habe es aber leider durch Schnittserien nicht beweisen können.

Spermovidukt.

Der Spermovidukt liegt unter dem Boden der Lungenhöhle und hat etwa die Länge einer Windung. Zur Orientierung über seinen inneren Bau diene Fig. 31, Taf. IX, welche einen Querschnitt durch dieses Organ darstellt.

Den größten Teil des Lumens bildet die Uterusrinne (*u*), welche der Leitung für die weiblichen Produkte dient.

Eine zweite Rinne ist die Prostatarinne (*pr r*), in welche die Drüsenschläuche der Prostata münden, und die den Leitungsweg für die männlichen Produkte darstellt.

Neben ihr befindet sich eine dritte ebenso große Rinne, die vielleicht bei der Bildung der Eischale eine Rolle spielt (r_3).

Die Uterusrinne (Fig. 33, Taf. IX) ist ausgekleidet von niedrigem Flimmerepithel mit homogenem Plasma und gestreckten, oft keilförmigen Kernen. Hinter diesen Flimmerzellen liegen hohe, blasige Drüsenzellen in mehreren Schichten übereinander. Sie besitzen meist ein helles, wenig färbbares Plasma und runde, oft mit Auswüchsen versehene, chromatinreiche basalständige Kerne.

Die Prostatarinne ist gleichmäßig ausgekleidet mit Flimmerepithel. In sie mündet die Prostata. Diese setzt sich zusammen aus vielen einzelnen Drüsenschläuchen, von denen meist mehrere sich zu einem vereinigen. Den Querschnitt eines solchen Drüsenschlauches zeigt Fig. 34, Taf. X. Er besteht aus zylindrischen Drüsenzellen mit basalständigen, runden Kernen. Hier und da finden sich zwischen diesen ganz schmale Ersatzzellen mit langgestreckten Kernen und hellem Protoplasma. Die Kerne der Drüsenzellen zeigen einen, oft auch zwei deutliche Nukleolen. Das Sekret der Drüsenzellen besteht aus kleinen, mit Hämatoxylin und Eosin rot, mit VAN GIESON braun gefärbten Körnchen. Jeder Tubulus ist umgeben von einer faserigen Bindegewebshülle mit elliptischen Kernen.

Die dritte Rinne wird in der Hauptsache von langgestreckten, oft ins Lumen vorgewölbten Drüsenzellen gebildet (Fig. 35, Taf. X). Diese haben einen großen, meist elliptischen, intensiv färbbaren, basalständigen Kern. Ihr Sekret besteht aus kleinen, mit van Gieson violettgefärbten Sekretkörnchen, welche besonders in dem oberen Teil der Zellen angehäuft sind. Außer diesen Drüsenzellen finden sich hier kleine Flimmerzellen mit elliptischen, kleineren Kernen. Diese Flimmerzellen schieben sich keilförmig zwischen den dem Lumen zugekehrten Teil der Drüsenzellen. Da sich diese Rinne noch bis tief in den Ovidukt erstreckt und schließlich in ihm endet, ist sie natürlich den weiblichen Organen zuzurechnen.

Ovidukt.

Der Ovidukt ist, abgesehen von der eben beschriebenen Rinne, nicht drüsiger Natur (Fig. 36 *a*, Taf. X). Er ist ausgekleidet von einem Zylinderepithel, welches einen starken Flimmerbesatz trägt. Die Wand des Ovidukts wird von einer starken Ringmuskelschicht gebildet. Ansehnliche Längsfalten ragen in das Lumen des Ganges. Das Innere der Falten wird gebildet von Bindegewebe, das von Muskelfasern verschiedener Richtung durchzogen wird.

Oviduct und Stiel des Receptaculum seminis vereinigen sich zur Vagina. Diese ist in Bau und Länge dem Ovidukt gleich, nur entbehren ihre Epithelzellen des Flimmerbesatzes.

Receptaculum seminis und Divertikel.

Das Receptaculum seminis stellt eine längliche Blase dar, welche dem unteren Teil des Spermovidukts aufliegt. Vom Stiel des Receptaculum seminis zweigt sich etwa in der Mitte seines Verlaufs ein Divertikel ab von der Länge des Spermovidukts (Fig. 25 *b*, Taf. IX). Dieser Divertikel liegt der Prostata auf und gräbt sich mit seinem blinden Ende zwischen die Schläuche der Prostata. Einen solchen Divertikel findet man auch zuweilen bei Helix pomatia; er ist konstant bei einigen Helix-spezies (hortensis, nemoralis, arbustorum, lapicida usw.), bei Clausilien u. a. Wiegmann läßt den Divertikel bei Balea, Clausilia biplicata und plicata oben in den Uterus münden, doch werden diese Angaben von v. Jhering in Zweifel gezogen. Einen wirklichen Ductus receptaculo-uterinus fand v. Jhering bei einer Anzahl Zonitoides-Arten. Eine solche Verbindung mit dem Uterus gibt es bei Buliminus nicht.

Daß der Divertikel zur Kopulation dient, beweist die häufige Auffindung einer oder mehrerer Spermatophoren in ihm (Fig. 37*a*, Taf. X). Histologisch gehört bei Buliminus der Divertikel mit der vorderen Hälfte des Receptaculumstiels zusammen, während der obere Teil des Receptaculumstiels anders gebaut ist.

Das Epithel des Divertikels (Fig. 37 *b*, Taf. X) besteht aus gleichartigen hohen Zylinderzellen, welche drüsiger Natur sind. Sie haben einen basalständigen, elliptischen Kern, oft mit deutlichem Nucleolus. Das Zellplasma färbt sich mit Hämatoxylin und van Gieson braun. Meist ist um den Kern ein hellerer Hof sichtbar. Wenn sich eine Spermatophore im Divertikel befand, fand ich in jeder Zelle einen braungefärbten, amorphen Sekretklumpen von verschiedener Gestalt (*sc*). Ich vermute daher, daß die Funktion des Divertikels darin besteht, die Spermatophorenhülle aufzulösen. Auf das Epithel folgt eine Ringmuskelschicht, welche nach dem unteren Teil des Receptaculumstiels zu und in diesem selbst mächtiger wird. Hier ragen dann auch einige hohe Längsfalten in das Lumen des Ganges (Fig. 36*b*, Taf. X).

Das Receptaculum seminis ist gleichfalls drüsiger Natur. Es war meist angefüllt von einer sich schwach bläulich färbenden Flüssigkeit. Sein Epithel besteht aus hohen Zylinderzellen mit mittelständigen Kernen. Spermatozoen habe ich nie im Receptaculum seminis gefunden.

Der obere Teil des Blasenstiels ist ausgekleidet von einem Zylinderepithel mit starkem Flimmerbesatz und basalständigen elliptischen Kernen.

Die weiblichen Genitalapparate der drei Buliminen unterscheiden sich sehr wenig. Der Zwittergang von Bul. obscurus ist im Verhältnis zu dem der beiden anderen Formen kürzer und ist nicht so stark geknäuelt. Ferner sind die Drüsenschläuche der Prostata von Bul. obscurus wegen ihrer Kleinheit und Kürze nicht verzweigt. Die Größenverhältnisse der einzelnen Organe sind bei allen drei Formen dieselben.

Vas deferens.

Das Vas deferens stellt den Ausführungsgang der Prostatarinne dar. Es läuft zunächst zwischen Ovidukt und dem unteren Teil des Ganges vom Receptaculum seminis, dann an der Vagina nach vorn bis zur Vereinigung von Penis und Vagina, kehrt dann um und läuft am Penis rückwärts, um schließlich in den hinteren Teil desselben zu münden. Das Vas deferens ist ausgekleidet

von Flimmerepithel, welches meist vier ins Lumen vorgewölbte Längswülste bildet (Fig. 38, Taf. X). Auf der Höhe der Wülste ist das Epithel zylindrisch mit langgestreckten Kernen; nach den Seiten zu wird es niedriger und die Kerne bekommen eine mehr runde Gestalt. An das Epithel schließt sich nach außen eine Ringmuskelschicht an, über welche eine Längsmuskelschicht ausgebreitet ist.

Penis.

Da der Penis der drei Buliminen anatomische und zum Teil auch histologische Unterschiede aufweist, will ich zunächst denjenigen von Bul. detritus beschreiben.

Der Penis von Bul. detritus besteht aus zwei schon äußerlich voneinander unterschiedenen Teilen, einem hinteren und einem vorderen. Der hintere Teil stellt ein hinten weiteres, nach vorn zu sich verjüngendes Rohr dar, welches sichelförmig gebogen ist. Sein hinteres Ende trägt auf der einen Seite einen größeren Vorsprung, welcher allgemein als rudimentäres Flagellum angesehen wird. Die entgegengesetzte Seite des hinteren Endes trägt eine kleinere Erhöhung. Zwischen ihr und dem größeren Vorsprung mündet das Vas deferens in den hinteren Penisabschnitt ein. Diese Einmündungsstelle des Vas deferens und der auf sie folgende erweiterte Teil des hinteren Penisabschnittes zeigt, in toto mit Boraxkarmin leicht gefärbt, unter dem Mikroskop ein ganz charakteristisches Relief ihres Lumens (Textfig. 21), worauf ich weiter unten näher eingehen will. Die Einmündungsstelle des Vas deferens ist ausgekleidet von niedrigem Epithel mit runden Kernen und starkem Flimmerbesatz. Den histologischen Bau des hinteren Penisabschnittes zeigt Fig. 39, Taf. X. Sein Lumen ist ausgekleidet von einem zylindrischen Flimmerepithel mit basalständigen elliptischen Kernen. Darunter liegt eine Schicht von körnigen Bindegewebszellen, welche auch das Innere der zahlreichen vorspringenden Falten ausfüllen. Es folgt nach außen zunächst eine Ringmuskelschicht und hierauf eine schmalere Längsmuskelschicht. Zwischen den Epithelzellen münden in die Bindegewebsschicht und darunter verlagerte Drüsenzellen aus mit großen chromatinreichen Kernen (*drz.*). Diese Drüsenzellen kommen im mittleren Teil des hinteren Penisabschnittes in großer Menge vor, sodaß sie hier dicht aneinander lagern; ihre Häufigkeit nimmt nach vorn und hinten ab. Das Sekret der Drüsenzellen besteht in einer Flüssigkeit, welche mit Hämatoxylin und van Gieson ebenso intensiv gefärbt erscheint

wie die Hülle der Spermatophore. Da ich sie bei einem während der Copula getöteten Tier, bei welchem eine eben fertig gebildete Spermatophore in diesem Penisabschnitt lag, vollständig entleert fand (einige wenige gaben eben ihr gelbes Sekret ab), schließe ich daraus, daß sie das Sekret liefern für die Hülle der Spermatophore.

Da der hintere Penisabschnitt den Bildungsherd für die Spermatophore darstellt, will ich zunächst die Beschreibung derselben anschließen.

Die Spermatophore von Bul. detritus, welche ich übrigens noch nirgends in der Literatur beschrieben oder abgebildet fand, ist ein bogenförmiger Körper von schwach gelblicher Farbe. Ihre natürliche Größe zeigt Fig. 41, Taf. X. An der Luft wird sie bald spröde, während sie in feuchten Medien, etwa in verdünntem Alkohol, aufbewahrt ihre ursprüngliche elastische Biegsamkeit behält. Im Gegensatz zur Spermatophore von Helix pomatia (Meisenheimer) ist die von Buliminus von einer ganz bestimmten, mathematisch regelmäßigen Form, was besonders die Beschaffenheit ihres hinteren Endes beweist. Dieses hintere Ende, welches in dem in Textfig. 21 abgebildeten Penisabschnitt gebildet wird, hat einen komplizierten Bau, welchen Fig. 40, Taf. X wiedergibt. Es stellt das Öffnungsstück der Spermatophore dar. Diese Öffnung ist schmal und langgestreckt. Die Wand des Öffnungsstückes trägt außen fünf ringförmige Verdickungen, welche die Wand bis zur Öffnung spangenartig umfassen. Am vorderen Ende der Öffnung, an die größte der Spangen anschließend, befindet sich ein scharf vorspringender Zacken. Der ganze übrige Teil der Spermatophore ist schlauchförmig, ohne irgendwelchen komplizierteren Bau, und ist in seiner ganzen Länge gleichmäßig dick. Ein peitschenförmiger Endfaden, wie ihn die Spermatophore von Helix pomatia aufweist, fehlt bei Buliminus vollständig. Die ganze Spermatophore ist bis auf die vorderste Spitze hohl und vollgepfropft von Sperma.

Die Spangen am hinteren Ende haben das Bestreben, die Spermatophore zu öffnen. Dem wirkt entgegen die stark ausgebildete Ringmuskulatur der weiblichen Leitungswege, in welche bei der Copulation die Spermatophore abgegeben wird. Erst wenn die Spermatophore an ihrem Bestimmungsort, im Divertikel des Blasenstiels mit der Öffnung dem Blasenstiel zugekehrt, angelangt ist, erschlafft allmählich die Muskulatur infolge des andauernden Gegendruckes der Spangen, die Spermatophore öffnet sich mehr und mehr, und die Spermatozoen können nun austreten.

Die Entstehung der Spermatophorenöffnung erklärt sich folgendermaßen. Es wird eine etwas größere Spermamenge durch das Vas deferens nach dem hinteren Penisabschnitt transportiert, als die sich bildende Spermatophore aufnehmen kann. Dieser Überschuß an Sperma liegt dann naturgemäß im Mündungsteil des Vas deferens in den hinteren Penisabschnitt und hängt zusammen mit der Spermamasse, welche von der Spermatophore umschlossen wird. Da nun die Drüsen, welche die Spermatophorenhülle liefern, ihr Sekret absondern, sobald das Sperma sich in den hinteren Penisabschnitt ergießt, kann das Sekret wohl die eingedrungene Spermamasse rings umfließen, festwerden und so die rings geschlossene Spermatophorenhülle bilden; da aber der Spermaüberschuß im Mündungsteil des Vas deferens natürlich eine Umschließung durch das Sekret nicht gestattet, muß an dieser Stelle die Öffnung der Spermatophorenhülle entstehen.

Entsprechend der Bildungsweise der Spermatophore muß deren äußere Form dem inneren Ausguß des hinteren Penis-

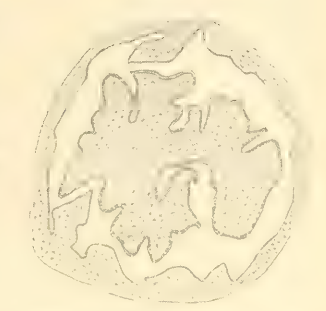


Textfig. 21. Ende des hinteren Penisabschnittes mit einmündendem Vas deferens (Vergr. Ok. 2. Lupe).

abschnittes gleichen. Dies kann man besonders deutlich am Öffnungsstück der Spermatophore sehen, wie aus dem Vergleich von Fig. 40, Taf. X und Textfig. 21 hervorgeht, wenn man sich Fig. 40, Taf. X um die längere Achse um 90° nach links gedreht denkt, was dann der Textfig. 21 entsprechen würde.

Der vordere Abschnitt des Penis beginnt mit einer kolbenförmigen Anschwellung und bildet ein gleichmäßig dickes zylindrisches Rohr, welches gleich der Vagina in das Atrium genitale führt. In der Mitte seines Verlaufs mündet auf der einen Seite der Appendix oder Penisanhang ein, auf der entgegengesetzten Seite inseriert, oft etwas oberhalb von dieser Stelle, ein einheitliches Muskelband, der Penisretraktor.

Von der Einmündungsstelle des hinteren Penisabschnittes erhebt sich eine Papille ins Innere des Ganges, welche die halbe Penisscheide ausfüllt. Diese Papille ist dicht besetzt von vielen Längsreihen kleiner Wärzchen und besitzt auf der einen Seite eine glatte, tief einschneidende Längsfurche, wie auf dem Querschnitt Textfig. 22 sichtbar ist. Das Innere der Papille wird von Schwellgewebe gebildet, welches aus sich in den verschiedensten Richtungen kreuzenden Muskelfasern und aus Bindegewebszellen besteht.



Textfig. 22. Querschnitt durch Penisscheide mit Papille (Vergr. Ok. 4. Lupe).

Die Penisscheide ist ausgekleidet von einem niedrigen Zylinderepithel, welches auch die Papille überzieht und sich in der Furche der letzteren erhöht. Die Wand der Penisscheide wird von Muskulatur gebildet, welche meist aus Ringmuskelfasern besteht. Im vorderen Teil der Penisscheide schiebt sich zwischen das Epithel und die äußere Muskelschicht ein ganz feinfaseriges, fast homogenes Bindegewebe (Fig. 43, Taf. X). In diesem Bindegewebe sind große bauchige Drüsenzellen eingebettet mit großen basalständigen, meist bohnenförmigen, sehr chromatinreichen Kernen. Diese Drüsenzellen münden durch das Epithel in die Penisscheide. Sie liefern ein flüssiges, mit Hämatoxylin und van Gieson gelbbraun gefärbtes Sekret, welches jedenfalls dazu dient, bei der Copulation das Eindringen des Penis in die Vagina zu erleichtern. Besonders dicht gedrängt finden sich dieselben Drüsenzellen ringförmig um die Mündung des Appendix angeordnet (Fig. 44, Taf. X).

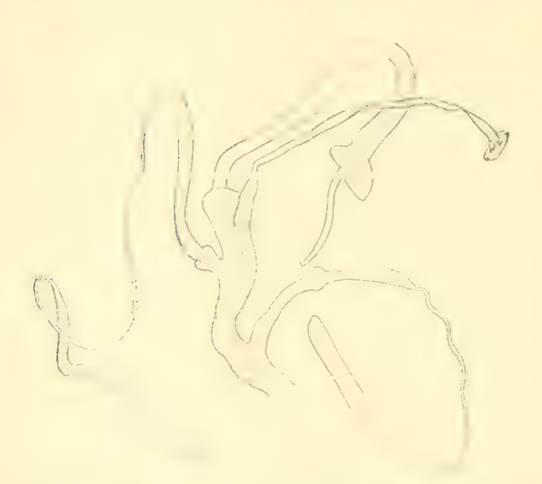
Der Penisanhang beginnt mit einer knopfartigen Erhöhung. Sein darauffolgendes Anfangsstück ist etwa halb so lang wie der vordere Penisabschnitt. Es geht dann plötzlich in einen engen Kanal über, welcher sich nach hinten zu allmählich wieder erweitert und blind endigt.

Das Innere des Kanals bedeckt ein hohes flimmerndes Zylinderepithel mit basalständigen runden Kernen (Fig. 45 *b*, Taf. X). Daß diesem Epithel auch drüsige Eigenschaften zukommen, zeigen Schnitte durch dieses Organ von einem Tier, welches während der Copulation getötet wurde.

Um das Epithel herum liegt zunächst eine Ring- und nach außen eine Längsmuskelschicht. Das Epithel wird im dicken

Anfangsstück des Appendix niedriger und entbehrt hier der Wimpern. Auch das innere Lumen wird nach vorn enger, und zwischen Epithel und die innere Ringmuskelschicht schiebt sich ein teils faseriges, teils blasiges Bindegewebe. Die beiden Muskelschichten dieses Teils sind, im Gegensatz zum engen Lumen, sehr stark ausgebildet (Fig. 45*a*, Taf. X). Zwischen den Muskelfasern der äußeren Schicht liegen körnige Bindegewebszellen in einer Anordnung, wie ich sie sonst nirgends gefunden habe. Sie liegen in Längsreihen hintereinander, welche parallel den Muskelfasern durch das ganze verdickte Anfangsstück ziehen. Im engen Teil des Appendix, sowie im verdickten Endstück desselben habe ich diese Zellen nicht angetroffen.

v. Jhering hält den Appendix am Penis von Buliminus für homolog mit dem Blindsacke der Xerophilen, welcher am weiblichen Leitungsweg ansitzt und von ihm Appendicula genannt wird. Seiner Ansicht nach ist auch der Liebesdolch und seine Drüse bei Helix usw. nur eine Modifikation der Appendicula. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen, da ich sie für zu wenig gestützt und etwas gewagt halte.



Textfig. 23. Abnormer männlicher Geschlechtsapparat von Bul. detritus.

Ich möchte an dieser Stelle einen anormalen männlichen Geschlechtsapparat erwähnen (Textfig. 23). Dieser besaß statt eines Appendix deren zwei, einen durchaus normal ausgebildeten, etwa dem Retractormuskel gegenüber an der Penisscheide ansetzend, und einen bedeutend kürzeren anormalen nahe der Mündung der Penisscheide auf der Retractorseite ausgehenden. Die knopfartige Ansatzstelle des letzteren war von der Penisscheide weggerückt und mit ihr durch ein Rohr verbunden von der Dicke und Länge des darauffolgenden Anfangsstückes. Der ganze vordere Penisabschnitt besaß eine größere Länge als gewöhnlich.

Bul. montanus (Fig. 26, Taf. IX).

Der Hauptunterschied im Bau des männlichen Genitalapparates von Bul. montanus und Bul. detritus bezieht sich auf den hinteren Penisabschnitt. Auch bei Bul. montanus findet sich in diesem Teil ein größerer Vorsprung und ihm gegenüber ein kleinerer Hügel. Beide liegen aber nicht wie bei Bul. detritus am hinteren Ende des Penisabschnittes, sondern der hintere Penisabschnitt erstreckt sich noch über sie hinaus nach hinten und hat hier etwa die Form einer 3. Dieselbe Form muß natürlich auch die Spermatophore von Bul. montanus haben, da sie ja auch hier dem Ausguß des hinteren Penisabschnittes gleichen muß. Ich fand eine Spermatophore im weiblichen Genitalapparat eines Tieres, also nach vorausgegangener Copulation, und zwar im Divertikel des Blasenstiels. Wie Fig. 42*a* und *b*, Taf. X zeigt, hat sie die erwartete Form. Die beiden einander gegenüberliegenden größeren Zacken der Spermatophore entsprechen den beiden Vorsprüngen des hinteren Penisabschnittes, das vor den Zacken liegende bogenförmige Stück wird in dem vor den Vorsprüngen liegenden Teil des hinteren Penisabschnittes gebildet, das 3förmige Stück in dem hinter den Vorsprüngen gelegenen Teil desselben. Der 3förmige Teil ist im Querschnitt viereckig, mit vorspringenden Kanten. Auf der einen dieser Kanten erhebt sich eine große Anzahl, etwa 60, kleiner Zähnchen, deren Spitzen nach dem Vorderende der Spermatophore gerichtet sind, und deren Größe nach hinten allmählich abnimmt. Auch bei Bul. montanus ist die ganze Spermatophore außer dem vordersten Spitzenstück mit Sperma gefüllt. Die Öffnung der Spermatophore befindet sich am freien Ende des 3förmigen Teils.

Der knopfartige Ansatz des Appendix am vorderen Penisabschnitt von Bul. detritus ist bei Bul. montanus stark in die Länge gezogen und bekommt einen eigenen Retractor, welcher sich mit dem Retractor des Penis gemeinsam an der Leibeswand ansetzt.

Histologisch ist bemerkenswert, daß sich die äußerst feinfaserige, fast homogene Bindegewebeschicht bei Bul. montanus fast im ganzen vorderen Penisabschnitt ausbreitet und bedeutend mächtiger ist, und daß sich die Drüsenzellen, welche ich in diesem Teile bei Bul. detritus beschrieben habe, bei Bul. montanus nicht finden (Fig. 46, Taf. X).

Bul. obscurus (Fig. 27, Taf. IX).

Der Geschlechtsapparat von Bul. obscurus ist dem von Bul. montanus sehr ähnlich. Von den beiden Vorsprüngen im hinteren Penisabschnitt, welche ich bei Bul. montanus beschrieb, ist bei Bul. obscurus nur der eine von außen deutlich sichtbar. Ich habe mich aber an einem in Xylol aufgehellten Geschlechtsapparat überzeugen können, daß an Stelle des anderen Vorsprunges eine Grube in der Innenwand des hinteren Penisabschnittes gegenüber dem ersten Vorsprung vorhanden ist, sodaß also die Spermatophore von Bul. obscurus (ich habe leider keine finden können), vielleicht abgesehen von den kleinen Zähnchen, dieselbe Gestalt haben dürfte wie die von Bul. montanus.

Der Penisanhang beginnt mit einem dickeren Rohr, welches in einen dünnen fadenförmigen Abschnitt übergeht, der sich nach hinten allmählich wieder erweitert und blind endigt.

Der Musculus retractor penis war bei manchen Individuen einheitlich und setzte an der Vereinigung von Penis und Appendix an, bei anderen war er in zwei Bänder geteilt, von denen das eine am Appendix, das andere am Penis ansetzte (wie bei Bul. montanus); beide Retractoren vereinigten sich bald und inserierten gemeinsam an der Leibeswand.

Bei der Durchsicht der bereits von verschiedenen Autoren gegebenen Abbildungen vom Geschlechtsapparat von Bul. detritus ist mir aufgefallen, daß hier im Bau des Penis meist beträchtliche Abweichungen von dem von mir beschriebenen und abgebildeten vorhanden sind. So bilden Paasch und Hesse einen Geschlechtsapparat von Bul. detritus ab, welcher im Bau seines hinteren Penisabschnittes vollkommen mit dem von mir für Bul. detritus beschriebenen übereinstimmt, während der vordere Penisabschnitt und der Appendix dem gleichen, welchen ich von Bul. montanus gegeben habe. Auch das Vorhandensein zweier Retractoren (nach Paasch und Hesse), deren einer an der Penisscheide ansetzt, der andere am Appendix, erinnert lebhaft an die gleichen Verhältnisse bei Bul. montanus.

Paasch fand seine Exemplare in der Gegend von Wien, Hesse bei Neuhausen am Rheinfall.

Aus alledem geht wohl hervor, daß an der Nordseite der Alpen ein Buliminus existiert, welcher in bezug auf den Bau des Genitalapparates zwischen dem Bul. detritus, welchen ich in der

Umgegend von Jena gesammelt habe, und Bul. montanus in der Mitte steht.

Copulation von Bul. detritus.

Ich hatte wiederholt Gelegenheit, Bul. detritus in Copulation anzutreffen. Die Stellung der Tiere während des Begattungsaktes ist bei Buliminus eine andere als sie von Meisenheimer bei Helix pomatia beschrieben wurde. Hier stehen sich die Schnecken mit fest aneinander gepreßten Fußsohlen gegenüber, während bei Buliminus die Schalen beider kopulierenden Tiere nebeneinander und gleichgerichtet liegen. Infolgedessen liegt das eine Tier mit dem Fuß, das andere mit der Rückenseite nach oben, und nur die hinteren Teile der Fußsohlen sind gegeneinandergedrückt.

Vergebliche Begattungsversuche habe ich nicht beobachtet.

Die Dauer des Begattungsaktes beträgt in der Regel 45 Min. bis 1 Stunde. Während dieser Zeit kann man an den Tieren wiederholte starke Kontraktionen und langsames Strecken des Körpers wahrnehmen. Der Kopf erscheint prall gefüllt und die Augententakeln sind meist eingezogen. Hin und wieder beobachtete ich ein Ausstülpen und Zurückziehen nur des rechten Augententakels, was nicht zu verwundern ist, da ja der Retractor des Augententakels zwischen Vagina und Penis hindurchgeht.

Jedes der beiden Tiere gibt eine Spermatophore in den weiblichen Geschlechtsapparat des anderen ab, welche schließlich in den Divertikel des Blasenstiels zu liegen kommt. Hier verlassen die Spermatozoen die Spermatophore und wandern durch den Stiel des Receptaculum seminis hinab, durch Ovidukt und Flimmerrinne des Spermovidukts nach dem Ort, wo die Befruchtung der Eier stattfindet, was vermutlich an der Übergangsstelle von Eiweißdrüse und Spermovidukt geschieht.

Die Auffindung von bis zu vier Spermatophoren in einem Divertikel beweist ein wiederholtes Stattfinden des Begattungsaktes.

Die häufigsten Copulationen beobachtete ich an warmen, regnerischen Tagen im Mai.

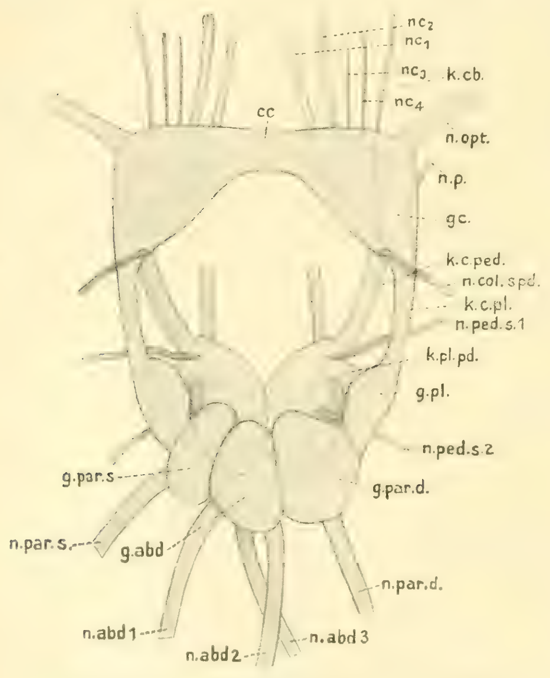
VI. Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem der Pulmonaten zeichnet sich bekanntlich durch einen enggeschlossenen Schlundring aus. Dieser besteht bei Buliminus aus folgenden Ganglien:

2 Cerebralganglien,
2 Pedalganglien,
2 Pleuralganglien,
3 Visceralganglien,
2 Buccalganglien.

Es sind also alle Ganglien, welche für Pulmonaten in Betracht kommen, deutlich voneinander getrennt (Textfig. 24*a*). Die Ganglien werden durch die gewöhnlichen Kommissuren und Konnektive verbunden.

Die Cerebral-, Pedal-, Pleural- und Buccalganglien sind symmetrisch zur Medianebene angeordnet. Die beiden Cerebralganglien liegen, wie immer, auf der Dorsalseite des Ösophagus im Gegensatz zu allen anderen Ganglien, welche auf der Ventralseite desselben liegen.



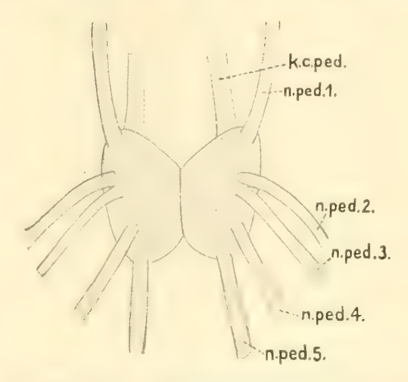
Textfig. 24*a*. Schlundring von Bul. detritus.

Was nun die Lage des Nervensystems angeht, so befinden sich die Cerebralganglien, überhaupt der ganze Schlundring, im allgemeinen hinter dem Pharynx, sodaß der Ösophagus mit den Speicheldrüsen durch ihn hindurchtritt. Bei stark kontrahierten Tieren jedoch fand ich stets den Schlundring auf die Vorderseite des Pharynx verlagert.

Der ganze Ganglienkomplex ist eingehüllt von einer Bindegewebeschicht mit starken Pigmenteinlagerungen. Diese verwischen zwar die Kommissuren mehr oder weniger, welche daher an Schnittserien genauer studiert werden mußten, lassen aber doch die Ganglien in ihrer Form deutlich hervortreten. Dasselbe Bindegewebe umgibt auch den Anfang der Augententakelnerven

und zieht sich, immer dünner und transparenter werdend, nach vorn über die Oberseite des Pharynx hinweg.

Die Cerebralganglien (*gc*, Textfig. 24*a*) haben die Gestalt zweier dreieckiger Lappen ,deren Spitzen in die Cerebralkommissur (*cc*) auslaufen, während die Basis nach den Seiten des Tieres gekehrt ist. Eine deutliche äußere Gliederung in verschiedene Lappen, wie sie Böhmig bei Helix pomatia beschrieben hat, ist bei Buliminus nicht wahrnehmbar. Da die Nerven größtenteils an der dem Ösophagus zugekehrten Unterseite des Ganglion entspringen, wurde ihr Verlauf unter dem rechten Cerebralganglion bis zum Eintritt in dieses punktiert angegeben. Der nach unten gekehrten Außenseite jedes Ganglions entspringen zunächst das Cerebropleural- und das Cerebropedalkonnektiv (*kcpl* und *kcped*). Zwischen beiden tritt das Buccalkonnektiv (*kcb*) aus. Von der vorderen Seitenecke zieht ein ansehnlicher Nerv unter den Pharynx und versorgt den vorderen Teil desselben und die untere Mundpartie (nc_1). Unmittelbar neben ihm entspringt ein ebenso starker, der ebenfalls zur Seite des Pharynx hinabzieht und zur Innervierung der Seitenlippen dient (nc_2).



Textfig. 24*b*. Pedalganglien von unten gesehen.

Dieser Lippennerv gibt einen Ast für den kleinen Tentakel ab. Zwei weitere kleinere Nerven ziehen, eingehüllt in das vom Cerebralganglion nach vorn ziehende Bindegewebe, jederseits nach vorn und innervieren die obere Partie des Mundes und die darüber gelegene Haut (nc_3 und nc_4). Der bei weitem stärkste Nerv des Cerebralganglions ist der Augententakelnerv, welcher das Ganglion auf der nach vorn gelegenen Oberseite verläßt (*nopt*). Ferner fand ich hinter der Insertionsstelle des Cerebropleuralkonnektivs einen kleinen Nerven, welcher die Pharynxretractoren versorgt. Dieser Nerv (*ncolspd*) wurde, soviel ich aus der Literatur ersehen konnte, bisher nur von Plate bei Daudebardia rufa angegeben. Da die Spindelmuskeln die Aufgabe haben, den Kopf bei drohender Gefahr einzuziehen, so leuchtet es nach Plate ein, daß diese Muskeln vom Gehirn aus versorgt werden und so direkt nach Reizung eines Sinnesnerven erregt werden

können. Merkwürdig ist, daß dieser Nerv bei Buliminus einen Ast nach den Speicheldrüsen abgibt. An einigen Exemplaren ging dieser Ast erst an der Eintrittsstelle des Nerven in den Retractor ab, bei anderen ging der Nerv zunächst an die Speicheldrüsen heran, verzweigte sich hier und zog dann hinab zum Retractor. Bei einem Exemplar beobachtete ich zwei in einer gemeinsamen Bindegewebshülle nebeneinander herlaufende Nervenstränge, die sich später trennten, und von denen der eine an die Speicheldrüsen, der andere an den Retractor verfolgt werden konnte. Daß auch die Innervierung der Statocyste trotz ihrer Lage auf dem Pedalganglion vom Cerebralganglion ausgehen muß, unterliegt nach der Arbeit von Lacaze-Duthier keinem Zweifel. Leider konnte ich ihn wegen seiner außerordentlichen Feinheit nicht mit vollkommener Sicherheit feststellen. Ich konnte einen dünnen Nerven, welcher vom Cerebralganglion ausging, eine Strecke weit am Cerebropedalkonnektiv abwärts verfolgen und halte ihn deshalb für den Statocystennerv.

Die Innervation des Penis geht, wie Martens und Wiegmann nachwiesen, von der Mittelpartie des rechten Cerebralganglions aus.

Der Penisnerv (*np*) ist der einzige unsymmetrische Nerv der Cerebralganglien.

Etwas seitlich unter der Einmündungsstelle des Ösophagus in den Pharynx liegen die kleinen Buccalganglien, zwei Ganglien von rundlicher Gestalt, verbunden durch die Buccalkommissur. Von ihnen gehen drei Nerven aus, welche an Durchmesser einander ziemlich gleich sind. Der Kommissur am nächsten entspringt der erste und zieht direkt an den Ösophagus, wo er sich vielfach verzweigt. Der zweite tritt unmittelbar neben dem ersten aus dem Ganglion und begleitet den Speichelgang, um schließlich auf den Ösophagus überzutreten. Der dritte Nerv geht von der Außenseite des Ganglions aus, durchbricht die hintere Bulbuswand und zieht zur seitlichen Ansatzstelle der seitlichen Muskeln an den Zungenknorpel.

Unter dem Ösophagus liegt die Visceralkette, bestehend aus fünf gut getrennten Ganglien. Es sind dies die zwei symmetrisch angeordneten Pleuralganglien (*gpl.*) und die drei Visceralganglien, von denen man die beiden seitlichen Parietalganglien (*gpars* und *gpard*), das mittlere Abdominalganglion nennt (*gabd*). Während nach Simroth bei Cochlipa, Macrochlamys, Euhadra, Cathaica und vielen echten Helix das Abdominalganglion mit dem linken

Parietalganglion verschmolzen ist, ist es bei Buliminus bedeutend stärker mit dem rechten Parietalganglion verschmolzen und vom linken viel schärfer getrennt. Das rechte Parietalganglion ist ganz erheblich größer als das linke, wodurch das Abdominalganglion von der Mitte stark nach links gedrückt wird und fast als dem rechten Parietalganglion symmetrisch erscheinen könnte.

Die Pleuralganglien haben ungefähr gleiche Größe. Sie sind die einzigen Ganglien des Schlundrings, welche keine Nerven abgeben.

Das linke Parietalganglion entsendet einen starken Nerven (*npars*). Dieser geht über dem Retractor des kleinen und unter dem des großen Tentakels nach hinten zur linken Seite des Mantelwulstes. Aus dem Abdominalganglion entspringen drei ansehnliche Nerven. Der erste verläßt das Ganglion nahe dem linken Parietalganglion ($nabd_1$), geht zwischen den Pharynxretractoren und dem linken Tentakelretractor nach hinten, spaltet sich in zwei Äste, von denen der äußere in die untere Wand der Lungenhöhle geht, der andere zur linken hinteren Leibeswand. Aus dem am weitesten nach hinten gelegenen Teil des Abdominalganglions entspringt ein zweiter, ebenso starker Nerv ($nabd_2$), steigt an der Aorta hoch zu den Eingeweiden und verzweigt sich mehrfach an die hinteren Teile des Geschlechtsapparates (Prostata, Ovidukt, Eiweißdrüse) und an den Magen in der Nähe der Lebergänge. Der dritte Abdominalnerv ($nabd_3$) entspringt etwas unterhalb vom vorigen, folgt ein kleines Stück der Aorta an ihrer linken Seite, zieht dann unter ihr und dem vorigen Nerv, über den rechten Augenretractoren und unter dem Uterus hinweg und mündet etwas rechts von der Ausbreitung des Schwanzmuskels in die hintere rechte Leibeswand.

Das rechte Parietalganglion entsendet einen starken Nerven (*npard*), welcher zunächst ein Stück an der rechten Seite der Aorta hochsteigt, dann über den Geschlechtsapparat hinwegzieht, etwas über dem vorigen in den Mantel dringt und so dem linken Parietalnerven entspricht.

Unter dem visceralen Ganglienkomplex, etwas nach vorn, liegen die beiden Pedalganglien (Textfig. 24 *b*). Sie haben eiförmige Gestalt, wobei die größere Achse mit der Längsrichtung des Tieres zusammenfällt und die Spitze nach vorn gerichtet ist. Da beide Ganglien bis zu partieller Berührung in der Medianlinie genähert sind, konnten die beiden sie verbindenden Kommissuren nur durch Schnitte festgestellt werden. Hier fand ich eine größere

vordere obere und eine beträchtlich kleinere hintere untere Kommissur. Deutliche Merkmale dafür, daß jedes Pedalganglion durch Verschmelzung zweier Ganglien entstand, etwa die Andeutung einer Trennung durch konstante eindringende Bindegewebszapfen, wie sie Böhmig von Helix pomatia beschreibt, konnte ich bei Buliminus nicht feststellen. Die Pedalganglien entsenden durchweg symmetrische Nerven.

Ich will zunächst die Innervierung des Fußes und seiner Organe betrachten. Es kommen dabei fünf Nerven in Betracht, welche sämtlich auf der Unterseite des Ganglions entspringen und in einer von vorn nach hinten gerichteten geraden Linie liegen. Der vorderste dieser Nerven zieht unter dem Pharynx nach vorn, tritt in den Fuß ein und verzweigt sich unter und seitlich der Mündung der Fußdrüse. Nerv 2 und 3 haben eine gemeinsame Wurzel, teilen sich aber sofort nach Austritt aus dem Ganglion. Beide ziehen zwischen den Fasern des Muskels (*mfl* und *mfr*, Textfig. 1) hindurch zum vorderen Drittel des Fußes. Nerv 4 hat den gleichen Weg wie die beiden vorigen und innerviert den hinter den Fußmuskeln des Columellarmuskels gelegenen Fußteil, und Nerv 5 zieht oberhalb der Fußdrüse nach hinten in den Schwanz des Tieres.

Zu diesen fünf unteren Nerven gesellen sich jederseits noch zwei obere, welche erheblich schwächer sind als die unteren (Textfig. 24*a*). Der vordere von beiden verläßt das Ganglion unterhalb des Cerebropedalkonnektivs, der hintere unmittelbar unter der Statocyste. Letzterer (*npeds 2*) innerviert die Übergangsstelle zwischen seitlichem Fuß und Körperseite. Der erstere (*npeds 1*) geht links zwischen den Muskelansätzen des Columellaris am Fuß und den Tentakelretractoren hindurch und innerviert die linke Körperseite, während der rechte über die Tentakelretractoren zur rechten Seitenwand zieht und auch die Gegend des Atrium genitale versorgt.

Abgesehen vom Cerebralganglion sind die Ganglien bei Bul. montanus und noch mehr bei Bul. obscurus abgerundeter in ihrer äußeren Form als bei Bul. detritus. Alle größeren Nerven fand ich auch bei jenen beiden Formen, darunter auch den vom Cerebralganglion ausgehenden Columellar- und Speicheldrüsennerv. Bei Bul. montanus und Bul. obscurus ist auch die Trennung des linken Parietalganglions vom Abdominalganglion und die Verschmelzung des letzteren mit dem rechten Parietalganglion schärfer ausgeprägt als bei Bul. detritus.

Das Nervensystem von Buliminus weist histologisch dieselben Elemente auf, wie sie NABIAS in seinen Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes beschreibt.

Am auffallendsten sind die gewöhnlichen Ganglienzellen (cellules ganglionnaires proprement dites). Es sind dies Zellen von verschiedener Größe mit verhältnismäßig sehr großem Kern. Die größten finden sich in den Visceralganglien. Der Kern ist von elliptischer Form, reich an Chromatin und besitzt meist einen oder mehrere Kernkörperchen. Von den Ganglienzellen gehen Fortsätze aus, bestehend aus nebeneinander herlaufenden Fibrillen, die sich in immer feiner werdende Seitenäste verzweigen. Eine Zellmembran besitzen die Ganglienzellen nicht. Sie, wie auch ihre Fortsätze werden umhüllt von der Neuroglia, einem feinen intranervösen Bindegewebe. Diese gewöhnlichen Ganglienzellen bilden die äußere Rinde der Ganglien des Schlundrings, wo ihre Größe von außen nach innen abnimmt. Außerdem fand ich sie in kleinen ganglionnären Nervenanschwellungen im Fuß und an den Eingeweiden.

Die zweite Art von Zellen ist klein, mit kaum sichtbarem Protoplasma um den Kern (petites cellules à noyau sphérique oder cellules chromatiques). Ich fand sie, wie NABIAS bei Helix, im Cerebralganglion, sowie in den Ganglien der großen und kleinen Tentakeln und der seitlichen Lippen.

Wenn auch die äußere Gestalt der Ganglien, wie sie dem Beschauer beim Präparieren entgegentritt, durch die Bindegewebshülle etwas verwischt wird, so läßt doch auch nach Entfernung dieser Hülle das Cerebralganglion eine Teilung in mehrere Lappen, BÖHMIG unterscheidet bei Helix pomatia deren drei, äußerlich nicht deutlich erkennen. Dagegen zeigt sich auf Schnitten, daß bestimmten Regionen ganz charakteristische histologische Besonderheiten zukommen.

Fig. 47, Taf. X stellt einen Schnitt durch das rechte Cerebralganglion von Bul. detritus dar. Man kann hier einen median gelegenen Hauptteil, von dem die Cerebralkommissur sowie die Konnektive ausgehen, und einen kleinen lateralen Abschnitt unterscheiden. Die äußere Rinde des Hauptteils besteht aus Ganglienzellen vom ersten Typus, deren Fortsätze sich im Innern verschiedentlich kreuzen und in die Nerven austreten. Der seitliche Abschnitt wird gebildet von Zellen des zweiten Typus, den chromatischen Zellen, und von einer äußerst feinen Mark- oder Punkt-

substanz (*subst. p.*) (substance ponctuée), die aus einer Neurogliagrundlage besteht, in welcher sich Nervenfasern verschiedentlich kreuzen. Diese Punktsubstanz steht auch bei Buliminus und zwar auf der vorderen, oberen Region des seitlichen Abschnittes mit dem Neurilem in direkter Berührung.

Statocyste.

Auf der den Visceralganglien zugelegenen Seite der Pedalganglien sind, unter der Lupe betrachtet, zwei winzige helle Pünktchen deutlich sichtbar, die Statocysten oder Hörbläschen. (SIMROTHS Angabe, daß die Statocysten stets auf der Vorderfläche der Pedalganglien liegen sollen, beruht offenbar auf einem Versehen.) Zu ihrem näheren Studium präparierte ich zunächst den ganzen Schlundring von Bul. obscurus, der mir wegen seiner Kleinheit zur Untersuchung am geeignetsten schien, heraus, führte ihn durch Xylol in Kanadabalsam. Untersucht man ein solches Präparat unter dem Mikroskop und blendet leicht ab, dann treten die Statocysten deutlich hervor, besonders durch die in ihnen enthaltenen Otoconien, welche bei Bul. obscurus in besonders großer Anzahl vorhanden sind (Textfig. 25). Die Größe dieser Otoconien ist eine sehr verschiedene. Die große Mehrzahl hat die Form eines dreiachsigen Ellipsoids, dessen längste Achse bei Bul. obscurus eine Länge von 1,2 μ bei Bul. montanus von 1,5 μ und bei Bul. detritus eine solche von 2,2 μ hat. Diese Otoconien haben in ihrem Zentrum eine stark lichtbrechende Substanz, welche durch Hämatoxylin leicht färbbar ist. Außerdem zeigen sie, mit Hämatoxylin behandelt, eine deutliche konzentrisch schalige Struktur. Neben diesen großen Otoconien, welche zuweilen auch zwei oder mehr stark lichtbrechende Körperchen aufweisen, fand ich zahlreiche kleinere, meist mehr kugelig geformte, ohne ein solches. Die Mehrzahl dieser kleinen Otoconien fand ich an der Peripherie der Statocyste.



Textfig. 25. Statocyste von Bul. obscurus mit Otoconien (Vergr. Ok. 2 D).

Um die histologische Struktur der Statocyste studieren zu können, versuchte ich, sie bei Bul. detritus vom Pedalganglion herabzupräparieren. Nach vorangegangener Fixierung mit Sublimat-

alkohol färbte ich sie zunächst mit Boraxkarmin, was aber das Objekt wegen der noch in ihnen enthaltenen Otoconien fast undurchsichtig machte. Dagegen führte Beizen mit Eisenalaun und Färben mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN zu gewünschten Resultaten. Die Otoconien waren größtenteils gelöst, und das Epithel der Statocyste trat deutlich hervor.

Wie schon LEYDIG bei zahlreichen anderen Gastropoden feststellte, besteht das Epithel aus einer feinkörnigen, homogenen Schicht, aus welcher nur die Zellkerne abstechen. Auch hier fand ich, wie LEYDIG bei anderen, eine Mehrzahl kleinerer und eine geringe Anzahl großer runder Kerne. Der Anblick der Statocyste von Bul. detritus erinnert lebhaft an die von PLATE gegebene Abbildung einer solchen von Janella; nur fiel mir bei Buliminus eine größere Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der Kerne verschiedener Größe auf. Von einer solchen Gesetzmäßigkeit bemerkt LEYDIG bei seinen Untersuchungen anderer Pulmonaten nichts. Fig. 48 (Taf. X) zeigt die Oberseite des Epithels einer Statocyste von Bul. detritus. Hier liegt zunächst eine Anzahl großer Kerne von elliptischer, von der Seite scheibenförmiger Gestalt gleichmäßig verteilt. Sie haben einen feinkörnigen Inhalt und an den beiden Enden der längeren Achsen, dicht an die Kernmembran gedrängt, je ein intensiv gefärbtes Kernkörperchen. Um jeden dieser Riesenkerne sind, sternförmig herumgelagert, etwa 17 kleine chromatinreiche Kerne von keilförmiger Gestalt. Die Spitze des Keils ist dem zugehörigen Riesenkern zugekehrt. Von der gleichen Struktur ist die den Pedalganglien zugekehrte Unterseite der Statocyste, welche ich der Übersichtlichkeit halber in der Figur weggelassen habe. Die Verteilung der Kerne ist also auf der ganzen Oberfläche eine gleichmäßige, und eine wulstig verdickte Stelle des Epithels am Nerveneintritt, eine Macula acustica, wie sie LEYDIG bei seinen Untersuchungsobjekten fand, ist nicht vorhanden bei Buliminus. Die Zahl der Riesenkerne scheint, wie aus der Untersuchung von Schnittserien hervorgeht, keine konstante zu sein. Ich fand bei Bul. detritus 11, auch 13, bei Bul. montanus 12 und 15, bei Bul. obscurus 12 und 13 Riesenkerne.

Auf Schnitten zeigte sich, daß die Statocyste von einem Plattenepithel ausgekleidet ist. Die kleinen Zellen haben meist deutliche Zellgrenzen und werden von den Enden der Riesenzellen überdeckt. Diese tragen Sinnesborsten, welche gleichmäßig über das ganze Epithel verteilt sind. Ich fasse daher die Riesenzellen als Sinneszellen und die kleinen Zellen als Stütz- oder

Isolierzellen auf. Unterschiede in der Stärke oder Länge der Sinnesborsten, wie LEYDIG außer Cilien noch einzelne starre Borsten bei Helix hortensis und Clausilia similis vermutet, habe ich bei Buliminus nicht feststellen können.

Die Statocyste ist umgeben von einer feinfaserigen Bindegewebsschicht, über welche sich dann lockeres zelliges Bindegewebe mit eingelagerten Pigmentzellen lagert.

Von oben gesehen ist die Statocyste ziemlich kreisrund, von der Seite gesehen ist die den Pedalganglien aufliegende Fläche konkav, die freie Oberfläche dagegen stark gewölbt.

Der größte Durchmesser der Statocyste beträgt bei Bul. detritus 145 μ, bei Bul. montanus 140 μ und bei Bul. obscurus 115 μ.

Auge.

Die Augen von Buliminus liegen wie bei Helix am äußersten Ende der ausgestülpten großen Tentakeln und schimmern als schwarze Punkte durch die Haut. Wie die Augen aller Stylommatophoren sind es geschlossene Blasenaugen und haben Kugelform wie die von Helix (BÄCKER).

Die Augenblase (Fig. 49, Taf. X) ist umgeben von einer bindegewebigen Basalschicht (*bs*) mit eingestreuten elliptischen Kernen. Diese Basalschicht setzt sich auf den Augennerv fort. Das Auge ist ausgekleidet von einem einschichtigen Zylinderepithel, dessen größerer Teil, die Retina, pigmentiert, und dessen kleinerer Teil, die Cornea oder Pellucida interna pigmentfrei ist. Beide Teile setzen scharf gegeneinander ab. Die Pellucida interna berührt das äußere Epithel des Tentakels, welches an dieser Stelle auch Pellucida externa genannt wird (*pex*). Im Innern des Auges liegt eine scharf begrenzte, kugelförmige, homogene Linse (*l*). Die Retina setzt sich aus zwei Zellarten zusammen, den Pigmentzellen (*pig*) und den nervösen, pigmentlosen Zellen (*sz*). Beide haben gleiche Höhe.

Die Pigmentzellen sind verkehrt kegelförmig; ihr dünneres Ende ist nach der Basalschicht gerichtet, das verdickte nach dem Innern des Auges. Im distalen Abschnitt der Zelle liegt das dunkle Pigment in Form kleiner Körnchen und zieht sich herab bis zum Zellkern, welcher im unteren dünnen Teil der Zelle gelegen ist. Der Kern der Pigmentzellen hat elliptische Gestalt und färbt sich intensiver als derjenige der pigmentlosen Zellen.

Zwischen den Pigmentzellen liegen die pigmentlosen Sinneszellen, deren oberer Teil fast fadenförmig dünn erscheint, während der untere Teil stark verbreitert ist. Im basalen Teil, in gleicher Höhe wie bei den Pigmentzellen, liegt der Zellkern von meist runder, selten länglicher Gestalt, mit körnigem Chromatin ohne ausgeprägten Nucleolus. Das obere Ende der Sinneszellen ist, wie bei Helix, nicht oder nur sehr wenig vorgewölbt und trägt die Fibrillenbüschel.

Die Pellucida interna besteht aus gleichartigen hellen Zellen mit kleinen, basalständigen, runden Kernen (*pi*). Außerdem fand ich dicht an der Grenze von Pellucida interna und Retina eine andere Art von Zellen, welche ich noch nirgends in der Literatur erwähnt fand. Diese Zellen (*zc*) zeichnen sich vor den Pellucidazellen durch ihre besondere Größe aus. Auch färbt sich ihr Plasma mit Pikrokarmin stark rot, mit Hämatoxylin und VAN GIESON schwärzlich. Besonders auffallend ist der große blasige Zellkern mit spärlichen Chromatinkörnern. Dieser hatte einen Durchmesser von 14 μ, während der Kern der Sinneszellen einen solchen von nur 6 μ aufwies. Ich fand diese Zellen in allen untersuchten Augen von Bul. detritus, montanus und obscurus. Ihre Zahl wechelte. Ein Maximum von sechs Zellen fand ich bei einem Bul. montanus. Während sie in allen anderen Augen in einer Reihe nebeneinander lagen, welche der Grenzlinie zwischen Retina und Pellucida interna-Zellen parallel lief, fand ich sie bei diesem Bul. montanus in zwei solchen Reihen angeordnet. Die Zellreihe liegt stets auf der Seite des Auges, welche beim etwas eingestülpten Fühler der Pellucida externa und dem daran ausschließenden äußeren Tentakelepithel am meisten genähert ist, wie auch Fig. 49, Taf. X zeigt. Über die Funktion dieser Zellen kann ich nichts Bestimmtes angeben. Gegen die Annahme, daß es sich vielleicht um Übergangsstadien von Pellucida- und Retinazellen handelt, spricht die Beobachtung, daß in den meisten Fällen zwischen ihnen und den Retinazellen noch eine oder wenige indifferente Pellucidazellen lagen. Möglicherweise könnten sie auch drüsiger Natur sein und eine Flüssigkeit in das Innere des Auges absondern.

Das Auge wird innerviert vom Nervus opticus. Dieser zweigt sich vom großen Tentakelnerv kurz nach dessen Eintritt in den Tentakel ab.

In der Nähe des Tentakelganglions (*g* Fig. 49, Taf. X) und auch hier und da an der Innenwand des großen Tentakels liegen bei

Buliminus dieselben großen Zellen, welche YUNG bei Helix pomatia feststellte (Fig. 49 *drz*, Taf. X). Ihr Plasma ist mit Hämatoxylin und VAN GIESON gewöhnlich intensiv braun gefärbt, zuweilen auch violett und hat eine maschige Struktur. Es sind Drüsenzellen von flaschenförmiger Gestalt, mit großen chromatinreichen Kernen. Ihr schmaler Ausführgang mündet in das Innere des Tentakels. Sie haben also, wie auch YUNG für Helix angibt, das Innere des Tentakels geschmeidig zu erhalten und so das häufige Einziehen und Ausstülpen desselben zu erleichtern.

VII. Lunge, Niere und Blutkreislauf.

Lunge.

Die Lungenhöhle liegt unter der letzten Schalenwindung und hat bei Buliminus detritus am ausgewachsenen Tier eine Länge von 25 mm, bei Bul. montanus von 11 mm und bei Bul. obscurus von 8 mm. Sie wird nach vorn abgeschlossen von der Verwachsungslinie vom Mantel mit dem Integument des Nackens. Hinten läuft sie spitz zu und berührt den am weitesten nach vorn gelegenen Abschnitt des verkehrt **S**-förmig gewundenen Mitteldarms. Durch das Atemloch, welches auf der rechten Seite des Tieres gelegen ist und, wie man am lebenden Tier sehen kann, durch einen Sphincter verschließbar ist, steht die Lungenhöhle mit der Außenwelt in Verbindung.

Die Lungenhöhle wird von einem ganz niedrigen Epithel ausgekleidet, welches im Gegensatz zu anderen Pulmonaten nirgends Flimmern trägt.

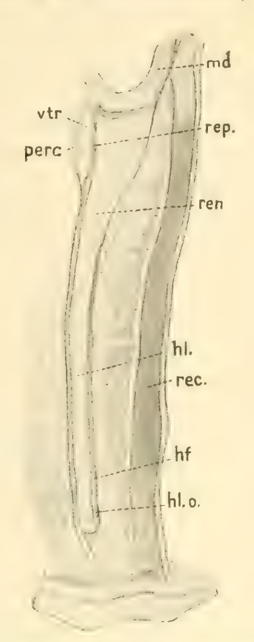
Die Sauerstofferneuerung des zugeführten venösen Blutes findet ausschließlich im Dach der Lungenhöhle statt. Im Gegensatz zu Helix erheben sich bei Buliminus die Gefäße des Daches nicht leistenartig von der Decke, sondern sie sind so eingebettet im Bindegewebe, welches meist reich an Körnerzellen ist, daß das Lungendach eine ebene Oberfläche zeigt.

Niere.

Schon äußerlich kann man bei Buliminus nach Entfernung der Schale die Niere durch das Lungendach hindurchschimmern sehen. Es empfiehlt sich aber, zur besseren Orientierung über ihre Lagebeziehung zu anderen Organen, das Dach der Lungenhöhle zu beiden Seiten und am Vorderende unterhalb des Mantel-

wulstes vom übrigen Körper abzutrennen und nach hinten zu klappen. Man erhält dann das Bild der Textfig. 26 (Flächenbild).

Hier fällt ein langgestrecktes, schlauchförmiges Organ auf, welches am hinteren Ende der Lungenhöhle beginnt, dem Enddarm parallel nach vorn verläuft und etwas hinter dem Atemloch endigt (*ren*). Der hintere Teil dieses Organs ist nach dem Enddarm zu stark verbreitert, fast bis zur Berührung mit diesem und grenzt mit seiner hinteren Fläche an den am weitesten nach vorn gelegenen Schenkel der verkehrt **S**-förmigen Darmwindung (*md*).



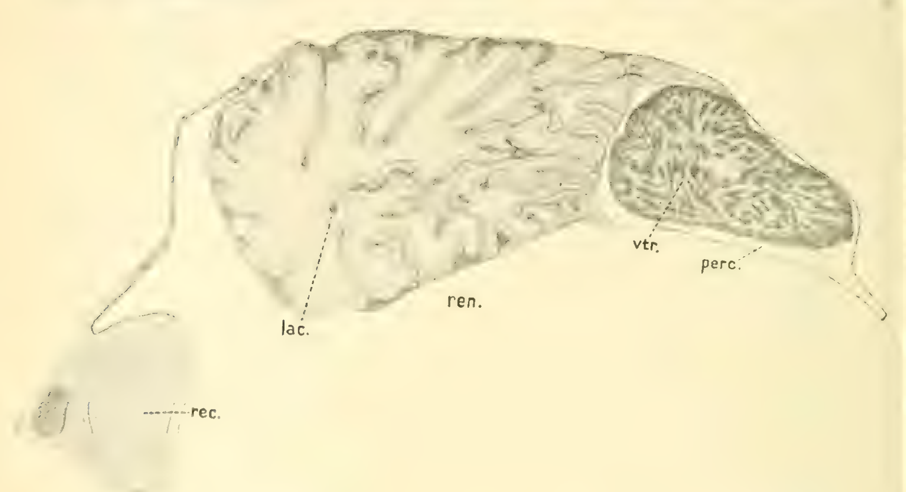
Textfig. 26. Flächenbild von Niere, Enddarm, Herz.

Der vom Enddarm weggekehrten Seite liegt oben das Pericard an (*perc*). Das vordere Ende des Schlauches biegt nach hinten um und öffnet sich dann sogleich in eine rückwärtsziehende Furche (*hf*), auf die ich später näher eingehen will. Nur der hintere Teil des beschriebenen Organs stellt die eigentliche Niere dar, während der vordere Teil desselben der Harnleitung dient (*hl*).

Ich beginne mit der genaueren Beschreibung des hinteren Teiles (Querschnitt Textfig. 27). Ansehnliche Falten ragen ringsum von den Wänden in das Lumen der Niere hinein, wodurch eine beträchtliche Vergrößerung des drüsigen Epithels erreicht wird. Die Richtung der Falten ist, wie man sich am Präparat schon mit der Lupe überzeugen kann, parallel der Länge der Niere, doch kommen auch kleinere Lamellen, besonders an den Seiten, vor, welche verschiedene Richtungen aufweisen. Das Faltenwerk kompliziert sich zuweilen noch dadurch, daß einzelne Lamellen sich verzweigen oder unter einander verwachsen und so Nischen bilden. Von den drei untersuchten Buliminus-Arten hat Bul. detritus die größte, Bul. obscurus die geringste Anzahl von Lamellen, doch kann dies auch auf individuellen Unterschieden beruhen, wie sich auf Schnittserien mehrerer Individuen von Bul. detritus zeigte. Das Innere der Falten wird von Bindegewebe ausgefüllt, das von größeren Blutlacunen (*lac*) durchsetzt ist; oft sieht man auch Muskelfasern tief in die Falten hineinziehen. Die Blutlacunen sind besonders deutlich in den meist keulenförmig

verdickten Faltenscheiteln. Der ganze Nierensack wird umgeben vom Parenchym der Lungenhöhlendecke.

Histologisch besteht das Epithel der Nierenwandung, sowie das der Falten aus gleichartigen, excretorischen Zellelementen (Fig. 52*a*, Taf. X). Es sind dies Drüsenzellen von zylindrischer Form mit basalständigem Zellkern. Das Epithel der Faltenscheitel ist etwas höher als das der Nierenwandung. Das Protoplasma der Zellen ist körnig und färbt sich mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und VAN GIESON gelb, mit Eosin intensiv rot, der Kern ist chromatinarm und besitzt einen Nucleolus. Charakteristisch für die Nierenzellen ist der Besitz einer ansehnlichen Vakuole (*vac*), welche den größten Teil derselben einnimmt und das Protoplasma an den basalen Teil der Zelle drängt. In dem klaren Inhalt der



Textfig. 27. Querschnitt durch den hinteren Teil der Niere und Ventrikel. (Vergr. Ok. 2. Lupe.)

Vakuole liegt meist ein großes, kristallinisches Harnkonkrement (Fig. 52 *b*, Taf. X). Dieses ist von kugliger Gestalt und enthält einen zentralen stark lichtbrechenden und mit Hämatoxylin färbbaren Kern von unregelmäßiger Form. Vom Zentralkern geht eine deutliche radiäre Streifung aus; der periphere Teil ist konzentrisch schalig. Außerdem gibt es auch amorphe Konkremente (*a. con*) mit mehr oder weniger rundem Umriß. An Größe stehen sie den vorigen meist nach. Sie sind gleichmäßig färbbar, ohne irgendwelche erkennbare Innenstruktur.

Die histologischen Unterschiede des Nierenepithels der drei Buliminen beziehen sich lediglich auf die Größe der Epithel-

zellen und ihrer Konkremente. Die Epithelzellen von Bul. detritus und Bul. montanus sind von gleicher Höhe (etwa 0,035 mm), diejenigen von Bul. obscurus sind etwas niedriger (0,028 mm), aber breiter als die ersteren. Die Konkremente von Bul. detritus haben durchschnittlich einen Durchmesser von 0,01 mm, doch fand ich auch größere bis zu 0,015 mm; diejenigen von Bul. montanus und obscurus weisen einen gleichen Durchmesser von 0,015 mm auf. Die größten fand ich bei Bul. montanus, wo sie einen Durchmesser bis zu 0,025 mm haben. Behme gibt bei Bul. obscurus als Durchmesser sogar 0,039 mm an.

Die Niere steht mit dem Perikard durch den Renoperikardialkanal in Verbindung (*rep*, Textfig. 26). Dieser stellt einen engen Gang dar, welcher sich am Perikard, etwa zwischen Herzkammer und Vorkammer zu einer trichterförmigen Öffnung erweitert. Er ist ausgekleidet von niedrigem Zylinderepithel mit mittelständigen, elliptischen Kernen und sehr langen Flimmern.

Etwa bei *hl*, Textfig. 26, verliert das Epithel des Nierenschlauches seinen drüsigen Charakter und geht in ein kubisches Epithel mit undeutlichen Zellgrenzen über. Dieses kleidet das ganze vordere Lumen des Nierenschlauches aus und findet sich auch in der von dessen Öffnung nach hinten ziehenden Furche. Das Epithel besitzt Kerne mit verteiltem Chromatin; das Protoplasma zeigt auf Querschnitten eine scheinbare Längsstreifung und um den Kern herum einen helleren Hof. Daß diese Streifung des Protoplasmas nur eine scheinbare ist, zeigen Schnitte, auf denen das Epithel in der Fläche getroffen wurde (Fig. 51, Taf. X). Der Kern liegt in der Mitte der Zelle und ist von einem schmalen Plasmahof umgeben. Von diesem Hof aus gehen sternförmig nach allen Seiten verzweigte Protoplasmafortsätze aus und greifen tief zwischen diejenigen der Nachbarzellen ein, sodaß zwischen den einzelnen Zellen sehr schmale Interzellularräume bleiben, welche von einer Kittsubstanz ausgefüllt sind. Eine deutliche Zellmembran konnte ich nicht feststellen. Es sind dies dieselben Zellen, welche Plate im Ureterepithel von Janella und anderen Pulmonaten fand und als „Stern- oder Lamellenzellen" bezeichnet hat.

Flimmernde „Kalottenzellen", welche als charakteristische Elemente des Ureters der meisten Pulmonaten nachgewiesen wurden, gibt es im harnleitenden Apparat von Buliminus nicht, sondern hier ist das Epithel durchaus homozellulär und ohne irgendwelche Flimmerung. — Ebensowenig sind bei Buliminus

die nach Krahelska im rückläufigen Schenkel des Harnleiters von Helix im umgebenden Bindegewebe oder zwischen den Epithelzellen liegenden einzelnen oder zu Paketen vereinigten Schleimdrüsen vorhanden.

Wie schon erwähnt, mündet der Nierenschlauch kurz nach seiner Umbiegung nach hinten (*hlo*, Textfig. 26) in eine Furche, welche an der dem Enddarm zugekekrten Seite desselben nach rückwärts verläuft. Diese Furche ist am Präparat schwer zu sehen, da sie von dem ihr zugekehrten Teil des Nierenschlauches überdeckt wird. Sie läßt sich bis über die Hälfte der Lungenhöhle hinaus deutlich nach hinten verfolgen, wird dann aber immer seichter und verschwindet schließlich.

Histologisch ist der Anfangsteil der Furche ebenso gebaut wie der harnleitende Teil des Nierenschlauches. Je weiter wir sie nach hinten verfolgen, desto mehr treten die Plasmafortsätze der Sternzellen zurück, die Zellen bekommen ein kompakteres Aussehen, werden dann immer niedriger und gehen so allmählich in das Epithel der Lungenhöhle über.

Die Morphologie der Niere von Buliminus ist schon öfters Gegenstand der Untersuchung gewesen. Zum besseren Verständnis des Folgenden möchte ich zunächst auf v. Jherings Arbeit „Über den uropneustischen Apparat der Heliceen“ kurz eingehen. v. Jhering findet bei Bulimusarten folgende Stadien im Bau des Harnapparates, die ich wörtlich zitieren will, da sie für das Folgende als Grundlage dienen:

1. Bulimus oblongus. Die Niere öffnet sich mit einfacher Papille in die Atemhöhle. Nebenniere und sekundärer Ureter fehlen, resp. letzter ist offen, ohne Deckmembran.

2. B. auris leporis. Nebenniere und oberes Drittel des sekundären Ureters sind fertig gebildet, der größere Teil des Ureters, zwei Drittel desselben, liegt offen.

3. B. papyraceus. Nebenniere und oberes zwei Drittel des sekundären Ureters sind geschlossen, nur das Endstück des letzteren, d. h. das zum Atemloch führende ein Drittel ist noch offen.

4. B. Blainvilleanus. Der sekundäre Ureter ist wie bei Helix völlig geschlossen.

Behme untersuchte unter anderen Lungenschnecken auch den Harnapparat von Buliminus decollatus Brug., und da er fand, daß dessen sekundärer Harnleiter ganz geschlossen ist, stellte er ihn in v. Jherings Schema zusammen mit B. Blainvilleanus. — Außerdem untersuchte er Buliminus radiatus Brug., Buliminus

obscurus Müll. und Buliminus pupa Brug. Die Niere dieser drei Formen beschreibt er als einen sehr in die Länge gestreckten, dem Enddarm parallel laufenden, ganz dünnen Drüsenschlauch, der in gerader Richtung durch die Atemhöhle zum Atemloch zieht. „Die Niere geht nach vorn in den primären Ureter über, welcher kurz hinter dem Atemloch ausmündet." Nach dieser Beschreibung stellt Behme die drei Buliminen in v. Jherings Schema an erste Stelle, sodaß Bulimus oblongus nun nach ihnen die zweite Stelle einnimmt. Außerdem macht Behme auf die Ähnlichkeit der Buliminusniere mit der von Limnaea aufmerksam.

Plate erweitert v. Jherings Schema und setzt auf Grund von Behmes Beschreibung die drei Buliminen an zweite Stelle; er erhält also:

1. einfache Papille: Bulimus oblongus, Planorbis-Spezies;

2. ein gerade nach vorn verlaufender primärer Ureter; Bulimus (Buliminus) pupa, obscurus, radiatus. Ferner (nach Behme) Cionella lubrica, Pupa arenacea, Helix pulchella. Endlich die meisten Basommatophoren: Limnaea, Physa;

3. der primäre Ureter läuft neben der Niere nach hinten und öffnet sich im Grunde der Lungenhöhle, ohne sekundären Ureter: Testacella, Helix incarnata, strigella, lapicida u. a.;

4. der sekundäre Ureter bildet eine bald offene, bald mehr oder weniger geschlossene Rinne: Bulimus-, Helix-Spezies;

5. der sekundäre Ureter ganz geschlossen, bald allein, bald zusammen mit dem After in die Lungenhöhle ausmündend: Bulimus- und Helix-Spezies, Daudebardia rufa, Vitrina, Hyalina, Zonites, Arion usw.;

6. der sekundäre Ureter mündet mit dem After, getrennt von der Lungenhöhle, durch eine besondere Kloake in den Atemgang aus: Daudebardia saulcyi, Limax, Amalia.

Endlich ist auch Semper auf die Niere von Buliminus näher eingegangen. Er unterscheidet bei der Beschreibung der Niere der Lungenschnecken mit sackförmiger Lunge:

1. Die Basommatophorenniere, welche dadurch charakterisiert ist, daß der Harnleiter in der Verlängerung der Niere liegt, wobei das Lumen des Harnleiters meist ohne scharfe Abgrenzung in das des Nierensackes übergeht, und das Harnloch an der Spitze des Harnleiters liegt. Basommatophoren, Partula und Buliminus detritus.

2. Die Stylommatophorenniere. Hierbei sind Harnleiter und Nierensack scharf voneinander abgesetzt. Stylommatophoren außer Buliminus detritus und Partula.

3. Die Bulimusniere, welcher ein eigentlicher Harnleiter vollständig fehlt. Borus maximus und oblongus.

Hier kann natürlich nur Punkt 1 in Betracht kommen Nach SEMPER geht übrigens bei Limnaeus stagnalis und einer Planorbisart der Harnleiter nicht mit seinem ganzen Lumen allmählich in das des Nierensackes über, sondern es befindet sich zwischen beiden eine Scheidewand mit einer beide verbindenden Öffnung. Bei Buliminus gibt es eine solche Scheidewand nicht, man findet daher, daß Lamellen, welche sowohl dem drüsigen Teil der Niere als auch dem harnleitenden Teil derselben angehören, in ihrem hinteren Abschnitt das exkretorische Nierenepithel tragen, welches nach vorn in die typischen Sternzellen übergeht.

Aus der Literaturübersicht geht hervor, daß allgemein geglaubt wurde, wie BEHME beschreibt, daß bei Buliminus radiatus, Bul. obscurus und Bul. pupa die Niere nach vorn zu in den Ausführungsgang — den primären Ureter — übergeht, welcher kurz hinter dem Atemloch ausmündet. Es wurde also übersehen, daß der leitende Nierenabschnitt, für den ich die Bezeichnung „Harnleiter" beibehalten will, vorn umbiegt, sodaß seine Öffnung nicht nach vorn, nach dem Atemloch zu (wie es BEHME abbildet), sondern nach dem hinteren Teil der Lungenhöhle zugewendet ist, somit nach vorn einen kleinen Blindsack bildet. Ferner wurde auch die charakteristische Furche nicht beachtet, welche, von der Harnleiteröffnung ausgehend, an der dem Enddarm zugekehrten Nierenseite entlang, nach hinten allmählich verläuft[1].

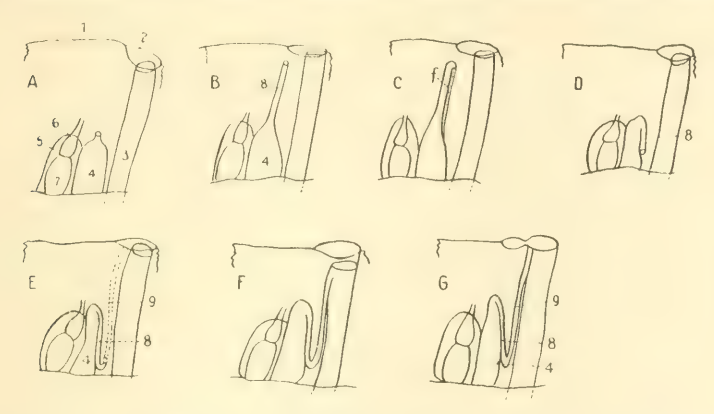
Daß diese Furche das gleiche Epithel besitzt, wie der geschlossene, dem Mantelrande zulaufende Harnleiter, nämlich die charakteristischen Sternzellen, scheint mir ein Beweis dafür zu sein, daß sie als noch offener Harnleiter aufzufassen ist, und ich möchte sie deshalb als offenen Teil des primären Ureters bezeichnen. (Nicht als sekundären Ureter, da dieser nach der gebräuchlichen Nomenklatur stets am Enddarm entlang dem Atemloch zuläuft.)

---

1) SEMPER zeichnet die Furche in der Abbildung und bezeichnet sie in der Figurenerklärung als Harnfurche (*hf*), ohne sie aber nur mit einem Wort im Text erwähnen.

Vergleicht man nun die Niere der drei Buliminen mit PLATES Schema, so ergibt sich, daß der Harnapparat dieser drei Formen ein früheres Stadium wie Testacella darstellt, indem der rückläufige Harnleiter noch nicht, wie bei dieser Form, geschlossen ist. Ferner bedeutet der Harnleitungsapparat aber auch einen Fortschritt gegen Punkt 2 (die meisten Basommatophoren usw.), indem die Öffnung des Harnleiters nicht mehr wie bei diesen nach dem Atemloch zu, sondern schon nach hinten gerichtet ist, und außerdem eine harnleitende Furche an der Niere entlang nach hinten verläuft.

Ich möchte deshalb Buliminus detritus, Bul. montanus und Bul. obscurus von Punkt 2 trennen und als selbständiges Stadium



Textfig. 28. Schemata zur Demonstration der verschiedenen Ausmündung der Niere der Pulmonaten. Die Mantelorgane sind so gezeichnet, als ob sie durch den von oben betrachteten Mantel hindurch sichtbar wären. *1* freier Mantelrand; *2* Atemloch; *3* Rectum; *4* Niere; *5* Perikard; *6* Vorhof; *7* Herzkammer; *8* primärer, *9* sekundärer Harnleiter, Furche punktiert. *A* Bulimus oblongus; *B* Basommatophoren; *C* Buliminus detritus, montanus, obscurus; *D* Testacella, Helixformen; *E* Arten von Bulimus und Helix. *F* Bulimus, Helix, Daudebardia, Arion; *G* Limax, Amalia, Spez. v. Daudebardia.

als Punkt 3 einfügen, sodaß Testacella zu 4 usw. würde. — Zur Illustration mögen die Textfiguren 28 dienen, welche ich dem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere von LANG-HESCHELER entnommen und denen ich Abbildung *C* beigefügt habe.

Blutgefäßsystem.

Trotz der außerordentlichen Kleinheit des Herzens habe ich versucht, an Injektionen den Blutkreislauf von Bul. detritus zu studiern. Es gelang mir, auf diese Weise den Verlauf der

größeren Arterien festzustellen, während ich beim Studium der Venen lediglich auf Schnittserien angewiesen war. Unterschiede im Verlauf der Blutgefäße habe ich bei den drei untersuchten Formen nicht festgestellt.

Herz. Das Herz liegt wie bei Helix an der vom Rectum weggekehrten Seite der Niere im Grunde der Lungenhöhle Die Herzkammer liegt hinter der Vorkammer. Beide sind im Perikard eingeschlossen. Die Kammer ist bedeutend dickwandiger als der Vorhof. Sehr zahlreiche, sich in den verschiedensten Richtungen kreuzende Muskelbündel ragen in ihr Inneres. Besonders eng gelagert sind die Muskelbündel an der Einschnürung, welche die Kammer von der Vorkammer trennt. Von hier ragen Muskelbündel frei in das Lumen der Kammer und funktionieren jedenfalls als Ventile, welche sich bei Kontraktionen der Herzkammer, durch welche das Blut in die Arterien getrieben wird, schließen, bei Kontraktion der Vorkammer sich dagegen öffnen, sodaß aus dieser das Blut in die Kammer eintreten kann. Ein Klappenventil am Austritt der Aorta aus der Herzkammer dient dazu, ein Zurückfließen des ausgestoßenen Blutes in die Herzkammer zu verhindern. Die Vorkammer ist bedeutend muskelärmer als die Herzkammer.

Das Perikard ist ausgekleidet von einem Plattenepithel, dessen Kerne die verschiedensten Formen aufweisen.

Kreislauf. Aus der Herzkammer tritt eine zunächst einheitliche Aorta, welche nur einen sehr kurzen Verlauf hat. Sie umfaßt, von außen nach innen ziehend, den Anfangsteil der verkehrt **S**-förmigen Darmwindung. Bevor sie tiefer zwischen diesen Darmteil und das von ihm umschlossene Leberstück eindringt, teilt sie sich in ihre beiden Hauptarme, die Arteria visceralis und die Ateria cephalica.

Die Arteria visceralis bleibt zunächst an der Oberfläche und ist nach Entfernung der die Leber bedeckenden Haut anfangs leicht nach den hinteren Windungen des Tieres zu verfolgen. Sie zieht zunächst an dem unmittelbar auf den Magen folgenden Anfangsteil des Mitteldarms entlang und gibt bald einen kleinen Seitenast ab, welcher über den kleinen, nach hinten an den Magen grenzenden Leberlappen nach dem Blindsack des Magens zieht, sich auf diesem Wege reich verzweigt und so diesen Leberteil und zum Teil auch den Magen mit Blut versorgt. Hierauf zieht die Arteria visceralis quer über den unteren Leberlappen, auch hier kleine Seitenäste abgebend, hinweg, auf der am

weitesten nach hinten gelegenen Seite des Magens entlang, nunmehr auf der Oberseite der Windungen, nach hinten zum oberen Leberlappen. Auch diesen versorgt sie durch kleine Äste, dringt dann durch den oberen Leberlappen nach der Columella und steigt, immer kleiner werdend, am Zwittergang aufwärts zur Zwitterdrüse und den obersten Windungen.

Die Arteria cephalica tritt an den Spermovidukt und läuft an ihm zwischen Prostata und Ovidukt entlang vorwärts. Nach kurzem Verlauf gibt sie einen kleinen Ast an die hintere Partie des Spermovidukts und an die Eiweißdrüse ab. Beim Eintritt in die Leibeshöhle verläßt die Arteria cephalica den Geschlechtsapparat und zieht nun median in der Leibeshöhle unter dem Ösophagus nach vorn. Etwa in der Mitte der Leibeshöhle gibt sie einen starken Ast ab, welcher sich bald in drei Teile teilt. Der erste zieht nach rechts, unter dem Geschlechtsapparat hindurch in die Region des Mantels, der zweite tritt an die Speicheldrüsen und der dritte versorgt den hinteren Teil des Fußes. Zwischen den Pedalganglien einerseits und Abdominal- und den Visceralganglien andererseits passiert die Kopfarterie den Schlundring. Unmittelbar darauf teilt sie sich in zwei große und mehrere kleine Äste. Der erste große Ast geht weiter nach vorn und tritt zwischen den beiden Retractoren in den Pharynx; ein kleiner Zweig war bis zur unteren Mundpartie weiter zu verfolgen. Der zweite große Ast der Kopfarterien steigt vom Schlundring abwärts, zieht über der Fußdrüse im Fuß nach hinten und versorgt auch die tieferen Partien des Fußes mit Blut. Ferner steigen von der Arteria cephalica zwei kleine Gefäße am hinteren Pharynx empor zu den Buccalganglien und lassen sich von hier aus noch eine Strecke weit an den Speichelgängen nach hinten verfolgen. Endlich begleitet die Kommissuren jederseits eine kleine Arterie zu den Cerebralganglien und verzweigt sich bald. Ein Zweig geht zum Augententakel, ein zweiter zum kleinen Tentakel und zu den Lippen. Rechts läßt sich außerdem noch eine kleine Arterie, welche sich von der Augententakelarterie abzuzweigen scheint, ein Stück am Penis entlang verfolgen.

Das Blut, welches die Arterien nach den verschiedenen Körperteilen geleitet haben, sammelt sich in Lakunen. Ich fand solche zu beiden Seiten der Fußdrüse, in der Mantelgegend und eine hintere in der Gegend zwischen Magen und Eiweißdrüse. Das Blut der hinteren Lakune sammelt sich in einer großen Vene, welche an der Seite des Rectums entlang von hinten nach

vorn zieht, durch die ganze Lungendecke hindurch zum Mantelrand. Diese Vene versorgt die Lungendecke mit Blut. Hier wird das Blut arteriell, zieht zum Teil über die Niere hinweg, auch diese mit Blut versorgend, und gelangt von hier in die große Lungenvene. Auch das Blut aus den vorderen Körperteilen gelangt schließlich in die große Lungenvene. Diese zieht vom Mantelrand nach dem vordersten Teil der Niere und an der vom Rectum abgewandten Seite derselben entlang nach hinten in die Vorkammer des Herzens. Auf diesem Wege sammelt sie auch das Blut, welches die Niere versorgte. Es führt also bei Buliminus eine Vene zum Herzen. Somit ist der Kreislauf geschlossen.

VIII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Nur die Sohle trägt Flimmerepithel, nicht wie bei Arion (nach Semper und Leydig) auch die seitlichen Körperwände.

2. An der Verwachsungslinie vom Mantel mit dem Integument des Nackens befindet sich eine Nackendrüse, welche aus lauter gleichartigen einzelligen Drüsenelementen besteht.

3. Als scharf umschriebene Massen in die Leibeshöhle ragende „masses supérieurs“ der Fußdrüse (André) sind nicht vorhanden.

4. Die Schale von Bul. mantanus und Bul. obscurus wird zusammengesetzt vom Periostracum, zwei Ostracumschichten und dem Hypostracum. — Das Ostracum von Bul. detritus besteht aus vier Schichten. — Die hornbraunen Querstreifen der Schale von Bul. detritus sind bedingt durch das strichweise Fehlen der zweiten Ostracumschicht, wodurch die darunterliegende braungefärbte dritte Ostracumschicht von außen sichtbar wird. — Der kohlensaure Kalk ist in der Schale von Bul. detritus als Aragonit vorhanden.

5. Querstreifung von Muskelfasern fand ich nur in einer Schnittserie im Zungenknorpel von Bul. detritus.

6. Zur Bildung jedes Lateralzahnes gehören bei Bul. detritus 14 Odontoblasten, des Rhachiszahnes 16 Odontoblasten (Basalmembran nicht mitgerechnet). Die Basalmembran wird von der vordersten Odontoblastenreihe gebildet. Die Odontoblastengruppe des Rhachiszahnes ist als entstanden zu denken aus der Verschmelzung der Odontoblastengruppen eines rechten und eines linken lateralen Zahnes. — Dieselben Odontoblasten erzeugen eine ganze Längs-

reihe und werden nicht fortlaufend von hinten ersetzt. — Das obere Epithel ist an der Zahnbildung beteiligt.

7. Vor der Eintrittsstelle des Mitteldarms in die Lungenhöhle sind vielzellige, schlauchförmige Drüsen, wie sie GARTENAUER bei Landschnecken angibt, nicht vorhanden.

8. Bei Bul. detritus konnte ich bei Reifeteilungen in der Zwitterdrüse 28 Chromosomen feststellen.

9. Der zur Bildung der Spermatophore bestimmte Samen wird im erweiterten Teil des Zwitterganges gesammelt und von hier als kompakte Masse abgegeben. — Die Spermatophore wird im hinteren Penisabschnitt gebildet und gleicht daher einem Ausguß desselben. Sie besitzt eine ganz bestimmte, mathematisch regelmäßige Form. Ein Endfaden (wie bei Helix) fehlt ihr. Ihr hinteres Ende ist offen. Der Appendix steht nicht in Zusammenhang mit der Bildung der Spermatophore. — Bei der Kopulation gibt jedes der beiden kopulierenden Tiere eine Spermatophore in den weiblichen Geschlechtsapparat des anderen ab; die Spermatophore kommt in den Divertikel des Blasenstiels zu liegen.

10. Das Abdominalganglion ist stark mit dem rechten Parietalganglion verwachsen. — Die Innervierung der Pharynxretraktoren geht vom Cerebralganglion aus.

11. Das Epithel der Statocysten besitzt keine als Macula acustica verdickte Stelle. Es besteht bei Bul. detritus aus 11 bis 13, Bul. montanus 12 bis 15, Bul. obscurus 12 bis 13 Riesenzellen und sternförmig um diese angeordneten Stütz- oder Isolierzellen (zu jeder Riesenzelle etwa 17 Stütz- oder Isolierzellen).

12. Das innere Epithel des Auges besteht aus den Zellen der Pellucida interna und den Retinazellen (Pigment- und Sinneszellen). Daneben finden sich in der Pellucida interna einige, bis sechs, Zellen von besonderer Größe, mit stark färbbarem Plasma und großem blasigen Kern.

13. Das Epithel der Lungenhöhle und des Nierenschlauches ist vollkommen flimmerlos. „Stern- und Lamellenzellen“ sind im harnleitenden Apparat vorhanden, „Haubenzellen“ fehlen.

14. Nur der hintere Teil des Nierenschlauches stellt die eigentliche Niere dar. Der vordere Teil, welcher der Harnleitung dient, biegt an seinem vorderen Ende nach hinten um und mündet in eine nach hinten ziehende Harnfurche.

Literaturverzeichnis.

1) AMAUDRUT, A., La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat. (8) zool, 1898, T. VII.

2) Ders., Sur le système nerveux de quelques Mollusques pulmonés (Achatina, Bulime, Helix, Nanina, Vaginula). Bull. soc. philom. T. X (7). Paris 1886.

3) ANDRÉE, E., Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. Rev. Suisse. Zool. 1894, T. II.

4) BÄCKER, R., Die Augen einiger Gastropoden. Arb. zool. Inst. Wien 1903, Bd. XIV.

5) BARFURTH, D., Über den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII.

6) BEHME, TH., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturgesch. 1889, Bd. LV.

7) BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anat. Hefte 1898, Bd. X.

8) BIEDERMANN, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1902, Bd. XXXVI.

9) Ders., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Pflügers Archiv.

10) BLOCH, J., Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr. 1896, Bd. XXX.

11) BÖHMIG, TH., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems einiger pulmonaten Gastropoden. Inaug.-Diss. Leipzig 1883.

12) BROCK, J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1883, Bd. XXXIX.

13) BURESCH, IW., Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. f. Zellforschung 1911, Bd. VII.

14) CLESSIN, S., Deutsche Exkursions-Mollusken-Fauna. Nürnberg.

15) CUÉNOT, L., Études physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. Arch. de Biol. 1892, Bd. XII.

16) DÖRING, Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschalen. Dissert. Göttingen 1871.

17) ELLERMANN, W., Über die Struktur der Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anz. 1899.

18) FISCHER, H., Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. Bull. scient. de la France et de la Belg. 1892, T. XXIV.
19) FISCHER, P., Études sur les spermatophores des Gastéropodes Pulmonés. Ann. Scienc. nat. (4) zool. 1857, T. VII.
20) GARTENAUER, H. M., Über den Darmkanal einiger einheimischer Gastropoden. Inaug.-Diss. Straßburg 1875.
21) HEIDENHAIN, M., Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. 1899, Bd. XVI.
22) HESSE, P., Die Genera Helicella Fér. und Buliminus Ehrbg. Eine phylogenet. Betrachtung. Nachrichtenbl. d. deutsch. mal. Ges. 1905, Bd. XXXVII.
23) HESSE, R., Über die Retina des Gastropodenauges. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1902.
24) JHERING, H. v., Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1885, Bd. XLI.
25) Ders.. Zur Morphologie und Systematik des Geschlechtsapparates von Helix. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV.
26) Ders., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
27) Ders., Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Phylogenie der Pulmonaten. Jen. Zeitschr. f. N. 1875, Bd. IX.
28) KNOLL, PH., Über protoplasmaarme und -reiche Muskulatur. Denkschr. Akad. Wien. Math.-Nat. Kl., Bd. LVIII.
29) KRAHELSKA, M., Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. Jen. Zeitschr. 1910, Bd. XLVI.
30) LACAZE-DUTHIERS, H. de, Otocystes des Mollusques. Arch. de Zool. exp. 1872, T. I.
31) LANKESTER, E. RAY., On the structure and origin of the spermatophores. Quart. Journ. 1871.
32) Lange, A., Über Bau und Funktion der Speicheldrüsen bei den Gastropoden. Anat. Hefte 1902, Bd. XIX.
33) LEYDIG, FR., Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikr. Anat. 1865, Bd. I.
34) Ders., Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturg. 1876.
35) LOISEL, G., Les cartilages linguaux des Mollusques (structure et développement histogénique). Journ. anat. et physiol. 1893, Ann. 29.
36) LONGE et MER, De la formation de la coquille dans les Helix. Compt. rend. de séanc. de l'Acad. des Sc. 1880.
37) MARTENS, E. v. u. WIEGMANN, FR., Mitteilungen aus der zool. Sammlung des Mus. f. Naturk. in Berlin, Bd. I, H. 1. Land- und Süßwassermollusken der Seychellen. Berlin 1898.
38) MEISENHEIMER, J., Biologie, Morphologie u. Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. System. 1907, Bd. XXV.
39) Ders., Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.

40) Merton, H., Quergestreifte Muskulatur und vesikulöses Gewebe bei Gastropoden. Zool. Anz., Bd. XXXVII, Nr. 26.
41) Moquin-Tandon, M. A., Remarques sur le Capréolus des Gastéropodes. Journ. de Conch. 1852, T. III.
42) Ders., Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. 1855.
43) Ders., Remarques critiques sur le genre Bulimus. Rev. et Magas. de Zool. 1855, T. VII.
44) Moynier de Villepoix, Sur la formation et l'acroissement de la coquille des mollusques. Journ. Anat. Physiol. 1892, Ann. 28.
45) Nabias, B., Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des gastéropodes. Bordeaux 1894.
46) Nalepa, E., Die Interzellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. Anz. Ak., Wien 1883, Bd. XXIV.
47) Nalepa, A., Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzgsber. Ak. Wiss., Wien 1883, Bd. LXXXVII.
48) Obst, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899, Bd. LXVI.
49) Paasch, A., Beiträge zur genaueren Kenntnis der Mollusken. Arch. f. Naturgesch. 1845.
50) Pfeffer, G., Beiträge zur Kenntnis des Hermaphroditismus und der Spermatophoren bei nephropneusten Gastropoden. Arch. f. Naturg. 1878, Bd. XLIV.
51) Plate, L., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb. Morph. 1898, Bd. XI.
52) Ders., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jahrb. Anat. 1891, Bd. IV.
53) Ders., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Zool. Jahrb. Anat. 1893, Bd. VII.
54) Ders., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. 1895, Bd. IX.
55) Rössler, R., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1885, Bd. XLI.
56) Rücker, A., Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. Oberhess. Ges. f. Nat.- u. Heilkunde 1889.
57) Sarasin, P. B., Über drei Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. Arb. zool. Inst. Würzburg, Bd. VI.
58) Schmidt, Ad., Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren. Berlin 1855.
59) Schnabel, H., Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1903, Bd. LXXIV.
60) Schuberth, O., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparates von Helix mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. Arch. f. Naturg. 1892, Bd. LVIII.
61) Semper, C., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Plumonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1857, Bd. VIII.

62) Sharp, B., Beiträge zur Anatomie von Ancylus fluviatilis und Ancylus lacustris. Inaug.-Diss. Würzburg 1883.
63) Simroth, H., Über die Niere der Pulmonaten. Aus Sempers Nachlaß. Semper, Reisen im Archipel der Philipp. 1894, III.
64) Ders., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Mollusca). Leipzig 1908.
65) Sollas, J., The Molluscan Radula. Quaterly Journ. of micr. Sc. 1907, Vol. LI.
66) Stiasny, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz. 1903, Bd. XXVI.
67) Thiele, J., Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV.
68) Ders., ibid., III., Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII.
69) Yung, E., Anatomie et Malformations du grand tentacule de l'escargot. Rev. Suisse de Zool. 1911, T. 19.

Erklärung der Figuren.

a. kon. amorphes Konkrement.
a. li. äußere Lippe.
app. Appendix.
atr. g. Atrium genitale.
bdg. Bindegewebe.
bdz. Bindegewebszelle.
bm. Basalmembran.
bs. Basalschicht.
cc. Cerebralcommissur.
ce. Centrosom.
div. Divertikel.
drz. Drüsenzelle.
ed. Eiweißdrüse.
ep. Epithel.
f_1 und f_2 Falte.
fasch. bindegewebige Faserschicht.
fu. Furche.
fz. und fz_1 Fermentzelle.
g. Ganglion.
gz. Ganglienzelle.
hep. g. Lebergang.
hf. Harnfurche.
hl. Harnleiter.
hyp. Hypostracum.
hyp. e. Hypostracumepithel.
i. li. innere Lippe.
k. Kern.
ka. z. Kalkzelle.
ki. Kiefer.
kz. Körnerzelle.
l. Linse.
lu. Lumen.
lz. Leberzelle.
ma. Magen.
ma. bls. Magenblindsack.
md. Mitteldarm.
muf. Muskelfaser.
mpi. muscle papillaire inférieur.
mps. muscle papillaire supérieur.
mu. Muskulatur.
nk. Nebenkern.
n. opt. nervus opticus.
oes. Ösophagus.
ost. (1, 2, 3, 4) Ostracum.
ost. e. Ostracumepithel.
pe. Penis.
per. Periostracum.
pex. Pellucida externa.
pi. Pellucida interna.
pig. Pigmentzelle.
pr. r. Prostatarinne.
pr. schl. Prostataschlauch.
r_3 dritte Rinne des Spermovidukts.
ra. Radula.
ra. sch. Radulascheide,
rec. sem. Receptaculum seminis.
retr. Retractor.
retr. pe. Musculus retractor penis.
sc. Sekretklumpen.
sp. Sperma.
sp. h. Spermatophorenhülle.
spd. a. Mündung des Speichelgangs.
spov. Spermovidukt.
subst. p. Punktsubstanz.
sz. Sinneszelle.
tsm. tenseur supérieur médian.
u. Uterus.
v. Vakuole.
vag. Vagina.
vd. vas deferens.
z. Zahn.
ze. Zelle.
zk. Zungenknorpel.
zwd. Zwitterdrüse.
zwg. Zwittergang.

Erklärung der Tafeln.

Tafel VIII.

Fig. 1 und 1*a*. Schale von Bul. detritus. Nat. Gr.

Fig. 2. Schale von Bul. montanus. Nat. Gr.

Fig. 3. Schale von Bul. obscurus. Nat. Gr.

Fig. 4. Schnitt durch die Nackendrüse von Bul. obscurus. Oc. 4. A.[1]).

Fig. 5 und 6. Schnitte durch die Fußdrüse von Bul. detritus (5 Dach, 6 Boden). Oc. 4. D.

Fig. 7. Schale von Bul. montanus, senkrecht zu den Anwachsstreifen geschliffen. Oc. 4. A.

Fig. 8. Schale von Bul. detritus, senkrecht zu den Anwachsstreifen geschliffen. Oc. 4. A.

Fig. 9. Schnitt durch das Mantelepithel von Bul. obscurus. Oc. 2. D.

Fig. 10. Muskelfaser und interfaszikuläres Bindegewebe von Bul. detritus. Oc. 4. Imm.

Fig. 11. Quergestreifte Muskelfaser aus dem Zungenknorpel von Bul. detritus. Oc. 4. Imm.

Fig. 12. Körnerzelle von Bul. montanus. Oc. 4. Imm.

Fig. 13. Körnerzelle von Bul. detritus. Oc. 4. Imm.

Fig. 14 und 15. Schnitte aus dem Bindegewebspfropf der Radulapapille von Bul. detritus. Oc. 4. Imm.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch den Pharynx von Bul. detritus.

Fig. 17. Schnitt durch den Kiefer von Bul. detritus. Oc. 2. A.

Fig. 18. Schnitt durch den Zungenknorpel von Bul. detritus. Oc. 2. D.

Fig. 19. Odontoblastenpolster. Sagittalschnitt. Bul. detritus. Oc. 2. Imm.

Tafel IX.

Fig. 20. Schnitt durch die Speicheldrüse von Bul. detritus. Oc. 2. Imm.

Fig. 21. Leber und Magen. Der Anfangsteil des Magens ist nach rechts gelegt, der Mitteldarm vom unteren Leberlappen wegpräpariert.

Fig. 22. Schnitt durch die Leber von Bul. detritus. Oc. 2. D.

Fig. 23. Magen und Anfangsstück des Mitteldarms aufgeschnitten. Bul. detritus.

Fig. 24. Epithel der großen Mitteldarmfalte. Bul. detritus. Oc. 2. D.

Fig. 25*a* und *b*. Geschlechtsapparat von Bul. detritus. *b*. Receptaculum seminis und Divertikel vom Spermovidukt abpräpariert.

1) Alle Vergrößerungsangaben auf Zeißmikroskope bezogen.

Fig. 26. Geschlechtsapparat von Bul. montanus (Zwitterdrüse weggelassen).

Fig. 27. Geschlechtsapparat von Bul. obscurus (Zwitterdrüse weggelassen).

Fig. 28. Ei aus der Zwitterdrüse von Bul. detritus. Oc. 4. Imm.

Fig. 29. Spermatiden aus der Zwitterdrüse und 29 *a* fertiges Spermatozoon aus einer Spermatophore von Bul. detritus. Der Schwanz des Spermatozoons ist stark verkürzt. Oc. 4. Imm.

Fig. 30. Querschnitte durch den Zwittergang. *a* Anfangsteil, *b* nahe der Eiweißdrüse, *c* kurzes Endstück. Bul. detritus. Oc. 4. A.

Fig. 31. Querschnitt durch Spermovidukt. Bul. detritus. Oc. 2. Lupe.

Fig. 32. Schnitt aus der Eiweißdrüse. Bul. detritus. Oc. 4. D.

Fig. 33. Schnitt durch den Ovidukt. Bul. detritus. Oc. 2. Imm.

Tafel X.

Fig. 34. Prostataschlauch. Querschnitt. Bul. detritus. Oc. 2. D.

Fig. 35. Schnitt durch die dritte Rinne des Spermovidukts. Bul. detritus. Oc. 2. Imm.

Fig. 36. Schnitt durch Ovidukt (*a*) und Blasenstiel (*b*). Bul. detritus. Oc. 4. Lupe.

Fig. 37. *a* Querschnitt durch Divertikel mit inliegender Spermatophore. Oc. 4. Lupe. *b* Epithel des Divertikels. Bul. detritus. Oc. 4. Imm.

Fig. 38. Vas deferens. Querschnitt. Bul. detritus. Oc. 2. D.

Fig. 39. Schnitt durch den hinteren Penisabschnitt. Oc. 4. D.

Fig. 40. Endstück der Spermatophore von Bul. detritus.

Fig. 41. Spermatophore von Bul. detritus. Natürl. Größe.

Fig. 42. *a* Spermatophore von Bul. montanus. *b* Natürl. Größe derselben.

Fig. 43. Schnitt durch die Wand der Penisscheide. Bul. detritus. Oc. 4. D.

Fig. 44. Schnitt durch die Mündung des Appendix in die Penisscheide. Bul. detritus. Oc. 2. A.

Fig. 45. *a* Verdicktes Anfangsstück, *b* Mittelstück vom Appendix. Bul. detritus. Oc. 4. A.

Fig. 46. Schnitt durch die Wand der Penisscheide. Bul. montanus. Oc. 2. D.

Fig. 47. Schnitt durch das Cerebralganglion von Bul. detritus. Oc. 4. A.

Fig. 48. Statocystenoberseite von Bul. detritus. Oc. 2. D.

Fig. 49. Schnitt durch das Auge von Bul. detritus. Oc. 2. D.

Fig. 50. Schnitt durch das Lungendach mit Niere von Bul. obscurus. Oc. 4. A.

Fig. 51. Sternzelle von Bul. detritus. Oc. 4. Imm.

Fig. 52. *a* Nierenepithel von Bul. montanus. Oc. 2. D. *b* Harnkonkrement von Bul. montanus. Oc. 4. Imm.

Zur Histogenese der Synapta digitata.

Von

Karl Reimers, Leipzig.

Mit Tafel XI—XII und 12 Figuren im Text.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Einleitung.

Seitdem JOHANNES MÜLLER Ende der 40er Jahre des vorigen Jahrhunderts gelegentlich eines Studienaufenthaltes am Mittelmeer zum erstenmal jene von ihm „Aurikularia" benannte pelagische Echinodermenlarve beschrieben hat, ist sie oft wieder Gegenstand der Untersuchung gewesen. Zunächst war es MÜLLER selber, der dieser reizvollen, glasartig durchscheinenden Form gleich in den folgenden Jahren seine Forschertätigkeit zuwandte. Nachdem er die Grundzüge der Entwicklung festgelegt hatte, erschienen von seinem Schüler KROHN einige Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Larve. Nach Veröffentlichung der Untersuchungen KROHNS trat eine Pause von über einem Jahrzehnt ein, ehe die Aurikularia der Synapta digitata — als solche war sie inzwischen bestimmt worden — wieder Gegenstand wissenschaftlicher Forschung werden sollte. Erst von der Mitte der 60er Jahre an findet man in der Literatur Mitteilungen über die Ontogonie der Synapta. BAUR, KOWALEVSKI und METSCHNIKOFF beschäftigten sich mit der Erforschung der Einzelheiten in der Entwicklung dieser Larve. Aber bereits Ende der 60er Jahre war diese Periode vorüber. Abermals trat eine Pause ein, die diesmal fast anderthalb Jahrzehnt dauerte. Erst zu Beginn der 80er Jahre veröffentlichte SELENKA eine sehr wertvolle Untersuchung über die Ontogonie der Synapta. Wenige Jahre darauf erschien die bekannte Arbeit SEMONS, die dem Umfang nach größte aller dieser Abhandlungen. Bereits ein Jahr nach Erscheinen der SEMONschen Veröffentlichung trat BURY mit einer Arbeit hervor, in der manche Befunde SEMONS berichtigt wurden. Gegen die darauf von SEMON veröffentlichte Erwiderung antwortete BURY Mitte der 90er Jahre mit einer Arbeit, die bis heute die letzte Abhandlung über die Entwicklung der Organsysteme der Synapta dig. sein sollte.

Trotz dieser Untersuchungen (die bald in längeren, bald in kürzeren Zwischenräumen erschienen sind), gibt es noch eine Menge teils völlig unklarer, teils nur unsicher bekannter Details. Vor allem war bei allen Betrachtungen die Histologie und Histogenese wenig berücksichtigt worden. Das ist ja auch nicht verwunderlich. Waren doch die meisten Untersuchungen zu einer Zeit angestellt, zu der die mikroskopische Technik noch nicht so vollkommen war wie heute. Die größten Unsicherheiten herrschten über die Histologie und die histologischen Veränderungen in der Entwicklung des Ektoderms. Es fehlten ferner bestimmte Nachrichten über die Entstehung der Otocysten der Synapta. Und schließlich bedurften auch einige Einzelheiten in der Entwicklung des Hydrocöls der endgültigen Feststellung.

Um diese Punkte aufzuklären, wurde ich von Herrn Prof. Woltereck in Leipzig aufgefordert, die Entwicklung der Aurikularia von Synapta dig. vor allem in histologischer und histogenetischer Hinsicht zu untersuchen.

Begonnen wurde die vorliegende Untersuchung im Frühjahr des Jahres 1909 an der zoologischen Station in Villefranche-sur Mer. Die Verwaltung des Laboratoire Russe de Zoologie hatte mir in liebenswürdiger Weise für die Monate März und April einen Arbeitsplatz reserviert, da in dieser Zeit die Aurikularien der Synapta, sowie die dazu gehörigen Tönnchen in überaus großer Menge auftreten. Ich möchte nicht unterlassen, der Direktion des Laboratoriums an dieser Stelle öffentlich meinen Dank für die gewährte Unterstützung auszusprechen.

Zu nicht geringerem Dank bin ich der Verwaltung der zoologischen Station in Neapel und dem Kgl. Sächsischen Ministerium des Kultus und öffentlichen Unterrichts in Dresden verpflichtet. Bei der Verarbeitung des in Villefranche gesammelten Materials stellte es sich heraus, daß ein nochmaliger Aufenthalt an einer Station des Mittelmeeres nötig war, um besonders die älteren Stadien der Synapta-Entwicklung zu erhalten. Ich wandte mich deshalb an die Zoologische Station zu Neapel mit der Bitte um einen Arbeitstisch. Da alle Plätze aber bereits vergeben waren, erklärte sich das Kgl. Sächsische Ministerium sofort bereit, mir an der Station einen Extra-Arbeitstisch einzuräumen. Für diese Zuvorkommenheit spreche ich dem Kgl. Ministerium in Dresden und der Verwaltung der Zoologischen Station in Neapel meinen besten Dank aus.

Material und Technik.

Die zur Untersuchung erforderlichen Aurikularien wurden tagtäglich aus dem Plankton herausgefischt. Die Larve schwimmt stets in aufrechter Stellung im Wasser einher. Diese Stellung wird durch die Kalkrädchen bewirkt, die sich am unteren Ende im Mesenchym befinden und dieses Ende durch ihre Schwere abwärts ziehen.

Um die im Plankton sehr seltenen Zwischenstadien zwischen Aurikularia und Tönnchen, sowie zwischen Tönnchen und junger Synapta in genügender Menge zu erhalten, galt es, Kulturen anzusetzen. Daß mir diese geglückt sind, verdanke ich der liebenswürdigen Unterweisung von Herrn Dr. v. DAVIDOFF in Villefranche, der mir mit Rat und Tat zur Seite stand Die benutzten Glasgefäße faßten ungefähr einen Liter. In jedem Glas wurden im Durchschnitt zwölf Tiere (im Höchstfall, aber selten, zwanzig) gezüchtet. Es galt vor allem, absolut reine Glasröhren, Pipetten und Gläser zu verwenden und die zuletzt angeführten durch Zudecken vor dem Hineinfallen von Staub zu bewahren. Nachdem ich diese Vorsichtsmaßregeln einmal beobachtet hatte, habe ich keine Mißerfolge mehr zu verzeichnen gehabt. In Neapel, im Frühjahr 1910, habe ich Tönnchen 4 Wochen lang in einem Glas gezüchtet und dabei die Tiere jeden Tag mit einer Glasröhre vom Boden herausgeholt, und unter dem Mikroskop die Fortschritte ihrer Entwicklung kontrolliert. Die mechanischen Reize des Herausholens aus dem Wasser, des Einsaugens in eine Pipette schaden den Tieren gar nichts, wenn die Instrumente nur rein sind. Wenn ich einige Tiere längere Zeit in Gläsern hielt, wurden sie jeden Tag herausgeholt und in einem Uhrschälchen unter der Lupe oder dem Mikroskop auf ihren Entwicklungszustand hin untersucht. Die genügend entwickelten wurden konserviert. Die übrigen wurden wieder in die Gläser gesetzt, nachdem das Wasser vom vorhergehenden Tag durch frisches Seewasser oder durch solches aus dem Aquarium ersetzt war. Niemals hat diese Behandlungsweise, die oft absichtlich etwas rauh ausfiel, einen ungünstigen Einfluß gehabt.

Um junge Synapten und Übergangsstadien vom Tönnchen zur jungen Synapta zu erhalten, wurden gut entwickelte Tönnchen in die Kulturgläser gesetzt. Nach Schwund der Wimperreifen des Tönnchens, wenn also die Tiere die pelagische Lebensweise aufgeben und zur benthonischen übergehen, wurde in die Gläser etwas Detritus geworfen, der den Tieren zur Nahrung diente.

Leider ist es mir nicht gelungen, junge Synapten mit mehr als fünf Tentakeln zu erhalten. Diese scheinen demnach sehr spät aufzutreten, ein Verhalten, das nach den Angaben von LUDWIG auch für Cucumaria planci zutrifft. (Bei dieser Form fanden sich mehr als fünf Fühler erst vom 116. Tage der Entwicklung an.) Wenn die Tiere sich soweit entwickelt haben, daß sie am Ende des Tönnchenstadiums angekommen sind und bereits auf dem Grund leben, fängt man sie dadurch, daß man das Glas auf eine dunkle Unterlage setzt, um die jungen Synapten, die sich als schwer sichtbare, weißliche Pünktchen von der dunklen Unterlage abheben, erkennen und mit einer Glasröhre aufsaugen zu können. Stadien zwischen Aurikularia und Tönnchen wurden dadurch erhalten, daß Aurikularien, an deren Hydrocöl bereits alle 11 Ausbuchtungen vorhanden waren, in die Gläser gesetzt und 24 Stunden sich selbst überlassen wurden. Nach dieser Zeit hatte man dann, je nach dem Alter der betreffenden Larven, die vorher ausgesucht und zur Züchtung verwandt worden waren, Übergangsstadien, die mehr oder weniger zur Aurikulariaform oder zum Tönnchen hinneigten.

Um die Zellgrenzen des Epithels und die Nerven der Aurikularia für Totalansichten zu erhalten, wurde mit 1 %iger Osmiumsäure (Einwirkung bis zu 24 Stunden) konserviert. In sämtlichen übrigen Fällen wurde ein Sublimatgemisch, wie es WOLTERECK empfiehlt, angewandt. (1 Teil konz. Sublimat in dest. Wasser, 1 Teil 96 %iger Alkohol, 0,2 Teile Eisessig, einige Tropfen konz. Formol.) Darauf Behandlung mit Jodtinktur usw. Für Totalpräparate wurde mit Parakarmin nach MAYER gefärbt. Um bei Schnittserien eine ganz genaue Orientierung zu erhalten, wurden die Objekte in Nelkenölkollodium orientiert und dann in Paraffin eingebettet. Als vorteilhafteste Schnittdicke erwies sich 4 μ. Gefärbt wurden sämtliche Schnitte ausschließlich mit sehr alten Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, wodurch eine geradezu ideale Differenzierung der Bindegewebs-, Muskel-, Nerven- und Drüsenelemente erzielt wurde.

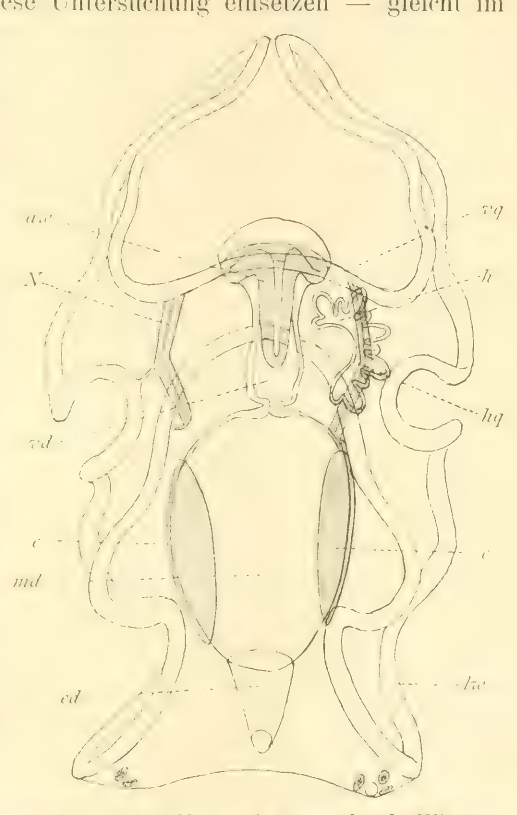
Die Aurikularia.

Form und Farbe.

Wenn ich an dieser Stelle eine kurze Beschreibung der Form des Aurikulariakörpers gebe, so tue ich das nur der Vollständigkeit und des Zusammenhanges wegen. Es hätte weder

Zweck, die alten Beschreibungen zu wiederholen, noch würde es sich empfehlen, eine vollständige neue, in Einzelheiten gehende Beschreibung zu liefern, da die Körperform der Aurikularia durch die Berichte der früheren Autoren, vor allem durch die morphologischen Arbeiten von MORTENSEN, hinreichend bekannt ist.

Die Gestalt der ausgebildeten Aurikularia — denn mit diesem Stadium soll diese Untersuchung einsetzen — gleicht im allgemeinen der einer flachen, rechteckigen Schachtel. Auf den Kanten dieser Schachtel verläuft die sog. post- oder aborale oder longitudinale Wimperschnur, deren gewundener Verlauf der Aurikularia eben ihr charakteristisches Aussehen verleiht (s. Textfig. 1). Die beiden schmalen Längsseiten der Schachtel sind gegen das Innere eingezogen und bilden also Rinnen. Die obere schmale Querseite ist pyramidenförmig zugespitzt, die untere an den beiden Seiten nach unten gebogen, so daß zwei Zipfel entstehen, in denen die Kalkkörper liegen [1]). Die beiden flachen Seiten der Schachtel entsprechen der Bauch- und Rückenseite der Aurikularia. Auf der Ventralseite befindet sich eine tief eingezogene Partie, das sog. Mundfeld, das sich bei allen Aurikularien findet. Es wird rechts und links von den beiden stumpfwinkligen Nerven-



Textfig. 1. Aurikularia. *aw* adovale Wimperschnur; *c* Cölomtasche; *ed* Enddarm; *h* Hydrocöl; *hq* hinterer Quersaum; *lw* longitudinale Wimperschnur; *md* Mitteldarm; *N* Nervenleiste; *vd* Vorderdarm; *vq* vorderer Quersaum. SEIBERT Obj. 1. Ok. III.

1) Über Anzahl und Verteilung der Kalkkörper vgl. LUDWIG 1889—1892, p. 267 f.

leisten, oben und unten von den als „vorderer und hinterer Quersaum" bezeichneten Teilen der postoralen Wimperschnur begrenzt.

Bei der Auricularia nudibranchiata von den kanarischen Inseln beschreibt CHUN diese beiden Teile der Wimperschnur, die er als „vorderer und hinterer Ventralteil" bezeichnet, folgendermaßen [1]):

„Bei den jüngeren Larven verstreicht das Mundfeld — abweichend von dem Verhalten der sonstigen Aurikularien — in fast parabolischem Schwung zu den Seitenfeldern, und demgemäß beschreiben die zugehörigen Abschnitte der Wimperschnur (sie seien als vorderer und hinterer Ventralteil bezeichnet) parabolische Kurven, deren Konvexität nach vorn gewendet ist."

Durch diese Angabe setzt CHUN die Form des Mundfeldes der Auricularia nudibranchiata in Gegensatz zu der der übrigen Aurikularien. Ich glaube entschieden, daß er damit zu weit geht. Seit JOHANNES MÜLLER wissen wir, daß das Mundfeld aus einer **H**-förmigen Vertiefung der Ventralseite hervorgeht. Der mittlere Querstab des **H** entspricht dem Mundfeld. Bei älteren Aurikularien habe ich nun ohne Ausnahme bemerkt, daß stets der vordere und hintere Quersaum einen gebogenen Verlauf nehmen. Bei keiner der von mir beobachteten Larven — und deren sind nicht wenige — habe ich eine gerade Begrenzung des Mundfeldes gesehen. CHUN hat bei Auricularia nudibranchiata darauf hingewiesen, daß die tiefen Seitenrinnen dieser Larve in primitiver Form schon bei der Aurikularia von Synapta digitata vorkommen (da bei der Synapta-Larve die Seitenfelder eingezogen sind). Wenn er nun den auffallenden parabolischen Verlauf des Mundfeldes der Auricularia nudibranchiata beschreibt, so ist diese Art des Verstreichens dadurch zu erklären, daß die Krümmung der beiden Quersäume, wie wir sie ebenfalls in primitiver Form schon bei der Larve von Synapta finden, in allerdings sehr bedeutendem Maße zugenommen hat. Ein grundsätzlicher Unterschied in der Art und Weise des Verlaufes des Mundfeldes bei den verschiedenen Aurikularien besteht also nicht.

Am oberen Rande des Mundfeldes in der Mitte befindet sich der Mund, der ja auch diesem Teil den Namen gegeben hat. Der Darm gliedert sich bekanntlich in drei Teile: in Vorder-, Mittel- und Enddarm. Jeder dieser Teile ist von dem anstoßenden durch eine scharfe Striktur getrennt. In den Vorderdarm

1) Vgl. CHUN, Auricularia nudibranchiata, p. 57.

hängt die sog. „adorale Wimperschlinge"[1]) hinein, auf die ich später noch zurückkommen werde. Um den After befindet sich ein Kranz feiner Wimpern, den schon SEMON[1]) beobachtet hat.

Die Farbe der Aurikularia ist glashell. Man kann mit wunderbarer Deutlichkeit die einzelnen Organe im Innern des Larvenkörpers sehen, wie denn auch die früheren Forscher höchst selten abweichende Angaben über den Bau der Aurikularia gemacht haben. Diese Durchsichtigkeit nimmt erst beim Verlassen des Auricularíastadiums ab, da die einzelnen Organe sich zusammendrängen und so den Einblick in die Entwicklungsvorgänge hindern. Die Meinungsverschiedenheiten der Zoologen treten denn auch tatsächlich beim Beschreiben derjenigen Stadien erst auf, die den Zustand der Aurikularie bereits aufgegeben haben.

Betrachtet man die Wimperschnur einer lebenden Aurikularie mit starker Vergrößerung und stellt mit der Mikrometerschraube auf die Mitte ein, so sieht man, daß im Innern der Wimperschnur sich ein schmaler, gefärbter Saum befindet, der sich parallel zur Oberfläche dicht unter den Wimpern durch die ganze Wimperschnur hinzieht. Die Farbe dieses Saumes, der der einzige gefärbte Teil an der Aurikularia ist, ist bräunlich. Beim Konservieren mit dem von mir benutzten Sublimatgemisch wurde die Farbe ausgezogen.

Der feinere Bau.

Die longitudinale Wimperschnur.

Nach SEMON, dem wir die einzige Mitteilung über die Histologie der Wimperschnur der Aurikularia verdanken, enthält diese rundliche, kurze Wimpern tragende Zellen, von denen jedoch nur die an der Oberfläche liegenden als tätig angesprochen werden können. Über die Funktion der tiefer liegenden Zellen spricht sich SEMON nicht aus.

Im allgemeinen stimmt diese Angabe. Betrachten wir den Querschnitt der longitudinalen Wimperschnur, so finden wir, daß sie aus langen, etwa spindelförmigen Zellen besteht. Die Anzahl der Zellen, die man auf einem Querschnitt sieht, ist durchschnittlich zwölf. Doch kann diese Zahl um einen nicht zu großen Betrag nach oben oder unten differieren (s. Fig. 5, Taf. XII). Die Kerne haben elliptische Gestalt und liegen dicht beieinander. Ihre längere Achse ist meistens radial gestellt. Ungefähr die Hälfte dieser Zellen, nämlich die an der Oberfläche liegenden,

1) SEMON, 1888.

tragen Wimpern. Diese letztere Tatsache hat SEMON richtig erkannt. Die übrigen, nicht wimpernden Zellen liegen tiefer, oft mit ihrem oberen Ende zwischen die wimpernden Zellen eingekeilt, und dienen auf einem späteren Stadium, wie ich zeigen werde, als Reservematerial. Sie sollen deswegen Reservezellen heißen. Von den Kernen der Wimperzellen gehen feine Fasern aus, die sich in geringer Entfernung von jenen zu Stäbchen verdicken, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färben. Die Stäbchen stehen, wenn man einen Längsschnitt betrachtet, parallel (s. Fig. 12, Taf. XII), auf einem Querschnitt konvergieren sie (s. Fig. 5, Taf. XII). Die Stäbchen ziehen sich in eine Spitze aus und entsenden von dieser aus dünne, gerade Fasern, die sich in die Wimpern außerhalb des Aurikulariakörpers fortsetzen. In der Wimperschnur können also zwei Komplexe unterschieden werden: Der tiefer liegende und breitere Kernkomplex, der aus den oberflächlicheren Wimper- und den darunter befindlichen Reservezellen besteht; und der oberflächlichere und schmälere Faserkomplex, der den typischen Bau aufweist, wie er an den Wimperorganen anderer Tiere beschrieben worden ist. Im Anschluß an die zahlreichen Angaben über die gleiche Struktur bei Flimmerepithelien benennen wir die von den Kernen ausgehenden Fasern als Binnenfasern. Darauf folgt die Schicht der Basalstäbchen, und darauf die Endfasern. Die Basalstäbchen sind diejenigen Teile der Wimperschnur, die im Leben die erwähnte braune Farbe aufweisen.

Die Nervenbänder.

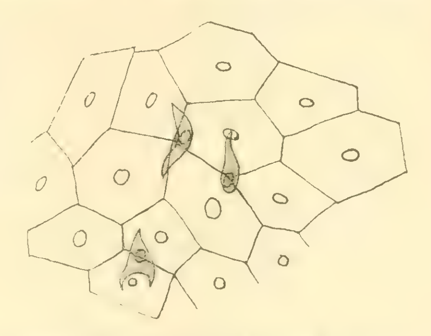
Betrachten wir einen Querschnitt durch die beiden Nervenstreifen, so finden wir diese zusammengesetzt aus zwei parallelen Reihen von Zellen. Jede Zelle hat einen länglichrunden Kern und weist auf ihrer nach Innen gelegenen Seite feine Fasern auf, die in der Längsrichtung der Nervenstreifen verstreichen. Von den Kernen gehen, wie bei den Zellen der longitudinalen Wimperschnur, Ausläufer bis an die Zellgrenze. Diese Ausläufer weisen aber nicht eine Differenzierung in verschiedene Fasern und Stäbchen auf, sondern verlaufen als homogene Gebilde von den Kernen bis zu den Wimpern außerhalb des Zellkörpers (s Fig. 16, Taf. XII).

Das Plattenepithel.

Außer von diesen Zellen der Wimperschnur, welche auf den vorspringenden Kanten der schachtelförmigen Aurikularia verläuft, wird die Oberfläche der Larve vor einer anderen, und zwar völlig

verschiedenen Art von Zellen eingenommen: von einem typischen Plattenepithel (s. Textfig. 2). Diese Zellen, die die Fläche zwischen der Wimperschnur bedecken und unmittelbar an deren Zellen anstoßen, haben den weitaus größten Anteil an der Oberfläche der Aurikularia. Betreffs dieser Zellen stellt SEMON die Behauptung auf, sie wäre degeneriert, da ihre Kerne nicht mehr nachweisbar wären. Sie würden durch eine darunter befindliche zusammenhängende Zellschicht mesenchymatischer Herkunft ersetzt[1]).

Gegen diese Darstellung wandte sich CHUN[2]). Er schreibt: „Wohl aber muß ich mit Entschiedenheit bestreiten, daß das larvale Ektoderm einer Degeneration anheimfällt. Nicht nur bei zahlreichen mit Überosmiumsäure konservierten Larven der Synapta, die ich in früheren Jahren in Neapel sammelte, läßt sich mit aller wünschenswerten Klarheit das ektodermale Plattenepithel nachweisen . . . Die polyedrischen Zellgrenzen sind . . . bei den mir vorliegenden Synapta-Larven von 0,8—1,2 mm Größe scharf nachweisbar, und die scheibenförmigen Kerne mit ihrem bei Osmiumbehandlung häufig unregelmäßig gebuchteten Rande heben sich scharf inmitten der Zellen von dem Plasma ab. Im Mittel messen die Zellen bei Synapta-Larven 0,04—0,05 mm, ihre Kerne 0,01 mm. Unter ihnen trifft man hier und da die charakteristischen, verästelten Bindegewebszellen der Gallerte . . .; über ihnen ist eine degenerierte Zellenlage, welche nur noch ihre Konturen erkennen läßt, nicht nachweisbar."



Textfig. 2. Polyedrisches Plattenepitel mit darunter befindlichen Wander-Mesenchymzellen. SEIBERT Obj. 5. Ok. 0.

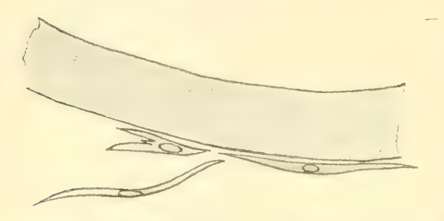
Diese Angabe kann ich nur bestätigen. Die nebenstehende Textfigur zeigt die Zellen des Plattenepithels, die ich nach einem Präparat gezeichnet habe, das ich der 24stündigen Einwirkung einer einprozentigen Osmiumsäurelösung ausgesetzt hatte. Es ist sogar möglich, die Zellgrenzen, wenn auch mit Mühe, am lebenden Tier zu sehen, wenn man recht stark abblendet. Desgleichen ist der deutlich ausgeprägte, runde, mittelständige Kern am lebenden

1) SEMON 1888.
2) CHUN 1896, p. 59.

Material sehr gut nachzuweisen. Wie man sieht, haben die Zellen des Plattenepithels vorwiegend sechseckige Konturen, doch sind auch fünfeckige häufig. Die Grenzen der Zellen sind vollkommen gerade. SEMON hat in seiner Arbeit merkwürdig verzerrte Gebilde als Zellen des Plattenepithels dargestellt[1]). Diese Zeichnung entspricht nicht der Wirklichkeit. Der Behauptung SEMONS, das Plattenepithel war degeneriert, muß also mit aller Entschiedenheit widersprochen werden.

Mesenchym.

Desgleichen stimmt — wie auch CHUN sagt — die Angabe SEMONS nicht, daß sich unter dem abgestorbenen Plattenepithel eine zusammenhängende Schicht aus lebenden Zellen mesenchymatischen Ursprungs gebildet habe, welche das abgestorbene Ektoderm ersetzen sollte. Wir finden allerdings unter dem polyedrischen Ektoderm vereinzelte Mesenchymzellen, doch treten sie nur in geringer Zahl auf und bilden weder unter dem Plattenepithel noch unter den Wimperschnüren — wie SEMON behauptet — eine kontinuierliche Schicht. Sie haben einen sehr stark lichtbrechenden Kern und um diesen herum sehr wenig Protoplosma (s. Textfig. 2 und 4). Sie sind weiter nichts als Wandermesenchymzellen, welche sich zufällig dem Ektoderm angelagert haben.



Textfig. 3. Wandermesenchymzellen der Wimperschnur anliegend.

Dieselben Zellen findet man mitunter den Wimperschnuren anliegend. Man sieht dann langgestreckte Zellen, die sich der Wimperschnur innen anlegen (s. Textfig. 3). Doch wird gerade der größte Teil von ihr nicht von jenen Zellen begleitet, sondern ist nackt. Wenn also nach SEMON die Wimperschnur und die Nervenbänder auf ihrer ganzen Länge von „Mesenchymscheiden“ umgeben sein sollen, so muß ich besonders betonen, daß diese Gebilde nicht existieren. Auch auf Schnitten nimmt man nichts davon wahr.

Außer den Mesenchymzellen dieser Art finden wir noch vereinzelte Wanderzellen, welche amöboid beweglich sind. Ihr Kern

1) SEMON 1888, Tafel V, Fig. 7.

ist von wenig Protoplasma umgeben. Die Zeichnung wird besser als Worte die Bewegungen der Zellen klar machen (s. Textfig. 4).

Kalkkörper.

Die Mesenchymzellen kommen ferner in Betracht als Bildner der Kalkkörper, nämlich der Glieder des Kalkringes am Hydrocöl, der Kalkrädchen und -kugeln am unteren Ende der Larve, und der Madreporenplatte am Steinkanal. Die Bildung der Kalkrädchen hat CHUN in ausgezeichneter Weise in seiner Arbeit „Auricularia nudibranchiata" geschildert. Er faßt das Ergebnis seiner Untersuchung dahin zusammen, daß „Zellen der Gallerte einen homogenen Sekretballen ausscheiden, welcher durch eine Membran von der Umgebung sich scharf abgrenzt. Durch eine komplizierte Faltung dieser Membran wird die Form des späteren Kalkrädchens scharf vorgezeichnet und in dieses organisch vorgebildete Modell erfolgt, wie in eine Matrize, der Guß der Hartteile"[1]). Wegen Einzelheiten verweise ich auf jenen Bericht. Hinzuzufügen habe ich den Mitteilungen CHUNS nichts[2]).

Was die Entstehung des Kalkringes anbetrifft, so werden bekanntlich am Hydrocöl zuerst fünf Kalkstücke auf der dorsalen Seite von den Mesenchymzellen abgeschieden. Zwischen diesen primären Kalkstücken werden während des Larvenstadiums fünf weitere gebildet, so daß damit die volle Zahl erreicht ist. Die Bildung des Kalkringes aus Mesenchymzellen ist allgemein anerkannt. Meinungsverschiedenheiten bestehen aber betreffs Entstehung der Madreporenplatte.



Textfig. 4. Wanderzellen in Zwischenräumen von 2 zu 2 Minuten nach dem Leben gezeichnet.

Die früheren Forscher, JOH. MÜLLER, KOWALEWSKY, SELENKA, METSCHNIKOFF, SEMON stimmen bei aller Verschiedenheit ihrer Ergebnisse darin überein, daß ebenso wie der Kalkring die Madreporenplatte am Steinkanal von Mesenchymzellen gebildet wird. Diese treten am Steinkanal als eine „schaumige Masse"[3]) auf, innerhalb deren die Kalkplatte ihre Entstehung nimmt. Sie haben dabei aber alle die Bildung einer linksseitigen Ausstülpung am

1) CHUN 1896, p. 73.

2) Über Anzahl und Verteilung der Kalkkörper vgl. LUDWIG 1889—1892, p. 267.

3) METSCHNIKOFF 1869.

Steinkanal übersehen, die erst durch die Untersuchungen von BURY nachgewiesen wurde. Nach BURY entsteht nun die Madreporenplatte aus dieser Ausbuchtung des Steinkanals, der „Madreporenblase“, wie sie LUDWIG bei Cucumaria genannt hat. Die Bildung der Madreporenblase erfolgt nach BURY in so eigenartiger Weise, daß ich seinen Bericht hier wörtlich anführe[1]):

There, after the separation of the posterior bodycavities, the anterior portion of the coelom forms a small, pearshaped, thin-walled vesicle, from wich a short tube with thicker walls („pore-canal“) runs to the exterior. Then the lefet wall of the vesicle thickens and presently produces the rudiments of the radical canals and tentacles; but the walls of the dorsal portion, into wich the pore-canal opens, still remain thin. Shortly befor metamorphosis this thin-walled portion becomes constricted and divided into two, the smaller of wich remains in connection with the thick-walled portion and forms the inner wall of the hydrocoel; while the other one (the dorsal), wich is LUDWIG's „Madreporenblase“, is, in my opinion, the homologue of the anterior body-cavity in other Echinoderms. The two cavities are rapidly pushed asunder by the formation of a second thick-walled tube, wich almost immediatly becomes continous on one sid of the „Madreporenblase“ with the pore-canal. This new tube I regard as the true water-tube, though LUDWIG, under the name of „Steinkanal“, confuses it with te pore-canal“.

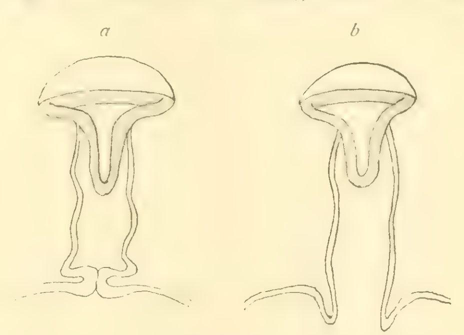
Gegen diese Mitteilungen sprechen schon die Beobachtungen von LUDWIG an Cucumaria[2]). Was LUDWIG an Cucumaria festgestellt hat, gilt nach meinen Befunden für Synapta. Auch bei den jüngsten Aurikularien, die ich untersucht habe, habe ich von solchen Vorgängen, wie sie BURY beschreibt, nichts bemerkt. Ich muß mich ganz entschieden auf den Standpunkt der übrigen Forscher stellen: Auf der linken Seite des Steinkanals bildet sich eine Ausbuchtung. Um diese legen sich Mesenchymzellen. An dem vordersten Teil der Ausbuchtung bricht das Epithel durch, so daß eine Öffnung entsteht, die durch die vorgelagerten Mesenchymzellen verschlossen ist (s. Fig. 17, Tafel XII). Vor der Öffnung wird durch die skelettogenen Mesenchymzellen die Madreporenplatte gebildet. Die Zellen besitzen einen dünnen Protoplasmamantel und weisen im übrigen im Innern eine große Vakuole

1) BURY 1895, p. 53f.
2) LUDWIG 1891, Bd. XXXII, p. 7.

auf, die Kalk gelöst enthält. Diese Flüssigkeit dient als Baumaterial für die zu bildende Madreporenplatte. Der Umstand, daß die Zellen nur am Rande Protoplasma aufweisen, hat METSCHNIKOFF veranlaßt, die Zellenansammlung mit „einer schaumigen Masse“ zu vergleichen. Die Abbildungen, die BURY von dem Steinkanal und der Madreporenblase gibt, sind mit Ausnahme der Fig. 25 seiner zweiten Abhandlung (1895) nicht zutreffend. Die Ausbuchtung am Steinkanal hat also nicht die Berechtigung, als „anterior body-cavity“ angesehen zu werden, da sie erst sekundär am Steinkanal entsteht.

Muskulatur.

Die Mesenchymzellen treten noch in einer vierten Art auf: als Bildner der Muskulatur des Vorderdarms. Die Ringmuskeln sind schon lange bekannt. Auf die Längsmuskeln hat zuerst SEMON hingewiesen. Die Fasern kreuzen sich im rechten Winkel und erzeugen die ziemlich regelmäßigen Bewegungen des Vorderdarms. Die Längsausdehnung wird durch die Ringmuskeln, das Zusammenziehen, und damit das Erweitern des Darmabschnittes durch die Längsmuskeln bewirkt. Den Ruhezustand zeigt Textfig. 5*a*. Da der Darm zu lang ist, muß ein Teil, wie ersichtlich, zu einer ringförmigen Falte zusammengeschlagen werden. Die gegenüberliegenden Wände des Vorderdarmrohres werden bei dieser Faltung so nahe aneinandergepreßt, daß keine Öffnung mehr bleibt. Ziehen sich die Ringmuskeln zusammen, so wird die Falte in den Mitteldarm hineingestülpt und es entsteht eine Öffnung (siehe Textfig. 5). Durch diese wird infolge der Darmbewegung die ganze Wassermasse, die sich im Vorderdarm befand, mit allen darin enthaltenen Nahrungsbestandteilen in den Magen gepumpt.



Textfig. 5. Schema der Vorderdarmbewegung. *a* im Ruhezustand; *b* ausgestreckt.

Die adorale Wimperschnur.

Die Nahrungspartikel sammeln sich an durch den Schlag der von SEMON entdeckten und für alle Echinodermenlarven nachgewiesenen adoralen Wimperschnur, die in den Vorderdarm

hineinhängt (s. Textfig. 1 und Fig. 13, Taf. XII). Das obere Ende von diesem erweitert sich plötzlich beträchtlich und bildet die sog. „Mundkuppel". Da, wo die Erweiterung des Vorderdarmrohres zur Mundkuppel ansetzt, befindet sich die adorale Wimperschnur. Sie bildet einen Kreis, der vorn, d. h. an der ventralen Seite, nicht ganz geschlossen ist. Hier biegt die Schnur nach unten um und bildet die beiden parallel verlaufenden Schenkel die sich am unteren Ende in einem kurzen Bogen — vgl. SEMONS Ausdruck „Wimperschlinge" — vereinigen. CHUN hat diese Vereinigung der beiden Schenkel der adoralen Wimperschnur verneint. Sie sollen nach ihm frei enden. Doch kann man mit einiger Mühe sehen, daß die beiden Schenkel nach innen zu am unteren Ende sich abflachen und miteinander verschmelzen (s. Textfig. 1). Vor allem stimmt aber der histologische Bau dieses kurzen Verbindungsstückes vollkommen mit dem der übrigen Wimperschnur überein (s. Fig. 15, Taf. XII).

Die adorale Wimperschnur, die nach den früheren Autoren ektodermalen Ursprungs ist, hat einen der postoralen Wimperschnur sehr ähnlichen Bau. Der Hauptunterschied ist der, daß alle Reservezellen fehlen. Die adorale Wimperschnur besteht ausschließlich aus Wimperzellen, die in einer Schicht parallel nebeneinander angeordnet sind. Infolge dieser Anordnung in einer Schicht besteht die Wimperschnur aus bedeutend weniger Zellen als ein gleich großer Abschnitt der longitudinalen Schnur. Das ist auch der Grund dafür, daß, wie CHUN angibt, die Schnur sich bei Behandlung mit Osmiumsäure nicht so stark schwärzt wie die longitudinale Schnur. In den Zellen unterscheidet man zunächst eine Reihe parallel gestellter, elliptischer Kerne, von denen feine Fasern ausgehen, die zu einer Stäbchenschicht hinführen. Von diesen führen feine Fasern zu den Wimpern. Diese sind bedeutend länger als diejenigen der postoralen Wimperschnur. Man könnte sie eher als Geißeln bezeichnen. Wegen des übereinstimmenden Baues in dem Faserkomplex der ad- und der postoralen Wimperschnur können wir bei beiden auch dieselben Bezeichnungen verwenden. Wir haben dann also auch hier Binnenfasern, Basalstäbchen und Endfasern.

Der Darm.

Einen Querschnitt durch den übrigen Teil des Vorderdarmes zeigt Fig. 14, Taf. XII. Die Zellen des Vorderdarmrohres springen abwechselnd vor und buchten sich ein, so daß eine Anzahl von

Wülsten entstehen, die voneinander durch Rinnen geschieden sind. Die Wülste ziehen parallel von oben nach unten. Desgleichen die dazwischen befindlichen Rinnen. Sie haben den Zweck, die Wassermasse mitsamt den Nahrungsbestandteilen, die durch den Vorderdarm in den Magen gepumpt werden, direkt nach abwärts zu leiten.

Wie bereits erwähnt, sind die drei Darmabschnitte durch sehr charakteristische Strikturen voneinander getrennt. Die schon erwähnte ringförmige Falte trennt Vorder- und Mitteldarm. An der Grenze von Mittel- und Enddarm bildet die Wandung eine Duplikatur.

Das Magenepithel stellt ein gleichmäßig flaches Pflasterepithel dar. Die Zellen weisen kleine, kurze, pseudopodienähnliche Fortsätze auf und haben dicht beieinander liegende Kerne (s. Fig. 19, Taf. XII). Der Enddarm ist mit einem vollkommen gleichmäßigen Pflasterepithel ohne jegliche Vorsprünge ausgekleidet. An der Öffnung des Enddarms, am After, findet sich ein Kranz feiner Wimpern, den schon SEMON erwähnt. Die Zellen, die die Wimpern tragen, weisen in ihrem Innern nicht den verwickelten Bau der Zellen der post- und adoralen Wimperschnur auf.

Physiologie der larvalen Organe.

Es ist auffällig, daß sich in dem gesamten Darmverlauf keine Drüsenzellen finden. Einer etwaigen Annahme, daß die Larven überhaupt nichts fressen könnten, da ihr Magen nicht zum Verarbeiten von Nahrungsstoffen eingerichtet wäre, steht die Tatsache gegenüber, daß die Aurikularien andauernd wachsen und die von SEMON angegebene Größe von 1,7 mm sehr häufig erreichen. Die Theorie von PÜTTER, daß pelagische Planktontiere sich von Stoffen nähren, die im Meerwasser gelöst enthalten sind, ist wohl durch neuere Untersuchungen zu stark erschüttert, als daß sie als Erklärung des Wachstums der Aurikularia in Betracht käme. Es muß also eine Ernährung auf anderem Wege stattfinden. In der Tat nährt sich die Aurikularia von den kleinsten Bestandteilen des Mikroplanktons, die von LOHMANN als „Nannoplankton" bezeichnet worden sind. Ich fand bei meinen Untersuchungen im Magen der Aurikularia zahlreiche, meist farblose Körperchen, deren nähere Bestimmung ich leider unterlassen habe. Nur einmal habe ich mit Bestimmtheit einen kleinen Coscinodiscus feststellen können. Die Nahrungspartikel ich vermute, es werden hauptsächlich

kleine Algen, Protozoen und allerhand Sporen sein — sammeln sich durch den Geißelschlag der adoralen Wimperschnur im Vorderdarm an und werden durch die beschriebenen Pumpbewegungen in den Magen befördert. Hier werden sie von den pseudopodienähnlichen, amöboidbeweglichen Fortsätzen des Plasmas der Magenzellen ergriffen, ausgesogen und verdaut. In den Pseudopodien konnte ich mitunter Nahrungsvakuolen nachweisen (s. Fig. 19*b*, Taf. XII); auch sah ich an gefärbten Schnitten in den Fortsätzen der Magenzellen Anhäufungen von allerlei Körnchen, die ich nur als Reste von Nahrungspartikeln auffassen kann. Die unverdaulichen Überreste werden einfach von den Zellen wieder ausgestoßen, und durch den After oder den Vorderdarm entfernt. Larvale Exkretionsorgane sind nicht vorhanden. Desgleichen entbehrt die Aurikularia besonderer Atmungsorgane, da der Sauerstoff des Meerwassers ohne weiteres durch die zarte Leibeswand des Tieres hindurch diffundieren kann. Ich kann die Meinung nicht teilen, daß die adorale Wimperschnur der Respiration dienen soll. Sie hat vielmehr den Zweck, Nahrung herbeizustrudeln. Die longitudinale Wimperschnur dient der Ortsbewegung des ganzen Tieres.

Die übrigen, aus früheren Arbeiten hinreichend bekannten Organe der Aurikularia will ich nur kurz erwähnen. Auf der linken Seite der Larve neben dem Vorderdarm liegt das Hydrocöl. Dieses — anfangs ein einfaches Bläschen durch den Steinkanal nach außen mündend — bildet fünf Hervortreibungen: Die späteren Tentakel der Synapta. Zwischen je zwei benachbarten Ausbuchtungen, sowie rechts und links außerhalb neben den beiden äußersten Ausbuchtungen, entstehen alsdann je eine, zusammen also sechs weitere Vorstülpungen, von denen die obersten fünf zu den Radiärgefäßen, die unterste sechste zu der Polischen Blase sich entwickeln. Der Steinkanal mündet adradial zwischen dem 3. und 4. Tentakel[1]) und trägt an seiner linken Seite die schon beschriebene Madreporenblase. Rechts und links neben dem Mitteldarm liegen die beiden Cölomtaschen, deren Wandungen ein einfaches, abgeflachtes Pflasterepithel mit zahlreichen Kernen darstellen und nur einen schmalen Raum zwischen sich lassen.

Soweit die übereinstimmenden Berichte der früheren Forscher bis Semon.

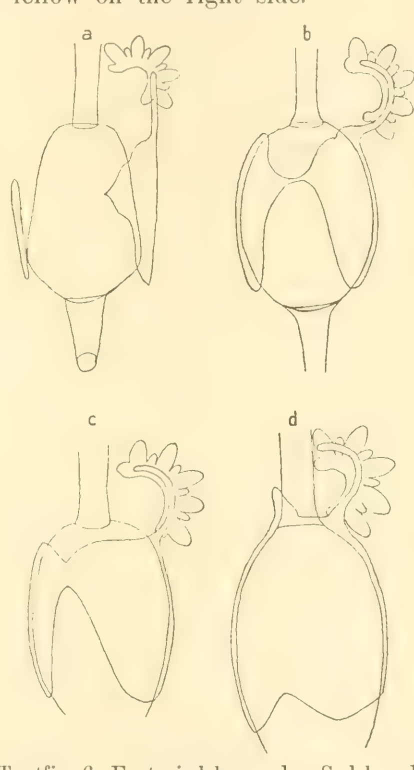
1) Bury 1895, Fig. 14, Tafel IV.

Die Cölome.

An diesen beiden Cölomtaschen spielt sich nunmehr ein Vorgang ab, der allen früheren Forschern bis auf BURY entgangen ist. Dieser Forscher sagt [1]):

Now a small finger-like process is pushed out from the anterior end of the left cavity, wich very soon meets the posterior-end of the hydrocoel, and grows forward along its ventral surface. This process — has no fellow on the right side.

Diese Beschreibung stimmt im allgemeinen. Das linke Cölom bildet an der oberen Seite in der Mitte eine Ausbuchtung, die sich rasch zum finger-like process ausbildet. Dieser fingerähnliche Fortsatz, der einen länglichrunden Querschnitt hat, wendet sich schräg nach oben und hinten, bis er sich der ventralen Seite des Hydrocöls anlegt, und wächst nun bogenförmig, konzentrisch zu der inneren konvexen Seite des Hydrocöls weiter (s. Textfig. 6*b*). Im weiteren Verlauf der Entwicklung gibt BURY diesem finger like process den Namen oral cavity. Zugleich beginnen die beiden Cölomtaschen sich zu nähern. BURY beschreibt den Vorgang wie folgt [2]):



Textfig. 6. Entwicklung des Schlundsinus und Verschmelzen der Cölome.

We noticed in Auricularia another process of the left body-cavity overlapping the anterior end of the right body-cavity on the ventral side. This process increases rapidly in size — and may be called the „ventral horn" of the left body-cavity. It grows rapidly round the right side of the oesophagus, on to the dorsal surface. The wall separating it from the right body-cavity very soon breaks down.

1) BURY 1895, p. 48.
2) BURY 1895, p. 61.

An dieser Schilderung ist einiges zu berichtigen. Das linke Cölom, welches den finger-like process bildet, zieht sich ventral in eine Spitze aus, die der Mitte der ventralen Seite des Magens zustrebt. Vorläufig liegt das rechte Cölom nach vollkommen unverändert an seiner Stelle. Plötzlich aber zieht sich am rechten Cölum die ventrale Seite in eine Spitze aus. Diese beiden Spitzen nähern sich und verschmelzen schließlich miteinander rechts von der Mittellinie der Larve. Da die beiden Cölomtaschen sich in regem Wachstum befinden, so nähern sie sich vorn und hinten immer mehr. Vorn wird die Stelle der Verschmelzung immer breiter (s. Textfig. 6*c*). Auf der Rückenseite nähern sich die Enterocöle ebenfalls, verschmelzen aber nicht miteinander. Sie stoßen links von der Mittellinie der Larve, nämlich in der Ebene des Steinkanals, aneinander, schließen diesen zwischen sich ein und bilden so das dorsale Mesenterium. Nachdem die Verschmelzung der Cölomtaschen ziemlich weit vorgeschritten ist, bildet sich an dem rechten Enterocöl ein Vorsprung, aber nicht so lang und dünn wie am linken Cölom. Vielmehr reicht diese Ausbuchtung nur bis zur halben Höhe der oral cavity. Sie entspringt mit ziemlich breiter Basis und endet oben mit einer stumpfen Spitze (s. Textfig. 6*d*). Diese Ausbuchtung des rechten Cöloms ist nur bei Aurikularien sichtbar, die unmittelbar vor der Metamorphose stehen. Sie entsteht mit derselben Plötzlichkeit wie der Fortsatz des linken Cöloms und verschwindet während der Metamorphose wieder. Bei ganz jungen Übergangsstadien ist sie noch als schwache Vorwölbung nachzuweisen. Diese Darstellung, die ich durch die Textfiguren zu erläutern versucht habe, weicht von der Bury's etwas ab. Zunächst existiert eine solche Aussackung des linken Cöloms, wie sie Bury in dem „ventral horn" schildert, nicht. Die beiden Cölome verschmelzen miteinander, ohne daß eine solche Überschiebung eintritt. Bury teilt in seiner Arbeit ferner mit, daß das Mesenterium des Steinkanals durch Aneinanderlegen der Wandungen des ventral horn und der übrigen linken Cölomtasche entstünde. Diese Ansicht kann ich nicht bestätigen. Es gibt nur ein Mesenterium, das durch Aneinanderlegen der rechten und linken Cölomtasche gebildet wird. Und drittens hat Bury die Ausbuchtung des rechten Cöloms übersetzen, so daß sein Ausspruch: This process has no fellow on the right side nicht zu Recht besteht. Es ist nicht zu verwundern, daß ihm die Anlage entgangen ist. Denn die Wimperschnur, die in Begriff ist, zu zerfallen, befindet sich gerade vor

dem oberen Teil des Cöloms, so daß man scharf einstellen muß, wenn man die Ausbuchtung sehen will. Dieser Zerfall der Wimperschnur ist von allen Forschern als Beginn der nunmehr eintretenden Metamorphose beschrieben worden.

Die Umwandlung in das Tönnchen.

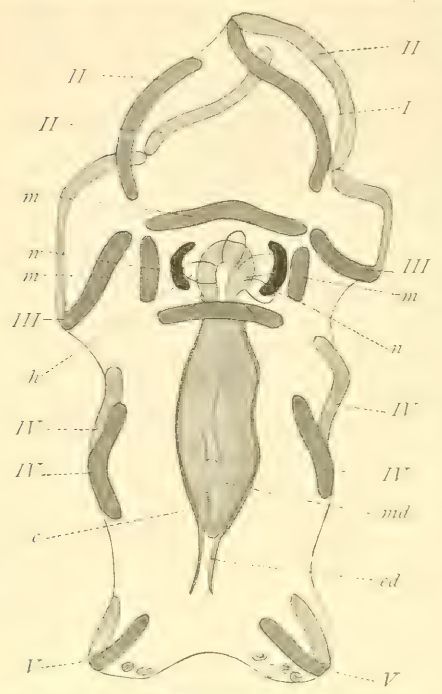
Allgemeine Kennzeichen.

„The onset of metamorphosis is marked externally by the breaking-up of the ciliated bands, the collapse of the stomach, and the growth of the hydrocoel round the oesophagus.“ So schreibt BURY. Diesen drei Kennzeichen möchte ich noch zwei weitere hinzufügen: Die histologischen Veränderungen der Wimperschnur, sowie die Entstehung des bleibenden Nervensystems der Synapta. Die Veränderungen, die ich nunmehr beschreiben werde, spielen sich alle zu ungefähr gleicher Zeit im Verlauf weniger Stunden ab. Nach dem Beispiel von BURY bilde ich zwei besonders charakteristische Übergangsstadien ab und benenne sie als Stadium A und B. Bei dem jüngeren, Stadium A (siehe Textfig. 7), ist die Form der Aurikularia noch deutlich erkennbar, während bei Stadium B (s. Textfig. 8), dem älteren, die Ähnlichkeit mit dem Tönnchenstadium hervortritt.

LUDWIG hat nachgewiesen, daß die longitudinale Wimperschnur an 16 Stellen ihren Zusammenhang verliert und in ebensoviele Stücke zerfällt. Von diesen nehmen vier, nämlich die dem Munde am nächsten befindlichen (die beiden Quersäume und die beiden Aurikeln) nicht an der Bildung der Wimperreifen des Tönnchens teil. Wie aus den übrigen 12 Bruchstücken die Wimperreifen entstehen, hat BURY in ausgezeichneter Weise beschrieben[1]. Nach ihm entsteht der oberste Wimperreifen nur aus einem Bruchstück (s. Textfig. 7 u. 8), der zweite aus drei, der dritte und fünfte aus je zwei, der vierte endlich aus vier Stücken (s. Textfig. 7). Die Tatsache, daß die Wimperreifen des Tönnchens aus verschieden viel Stücken sich bilden, kann man am ausgebildeten Tönnchen noch daran erkennen, daß der erste Reifen, der nur aus einem Stück entsteht, den kleinsten Querschnitt, der dritte, dagegen, der aus vier Stücken sich aufbaut, den größten Querschnitt hat. Die drei übrigen Reifen weisen ungefähr gleich große Querschnitte auf. Die Bruchstücke, die an-

1) BURY 1895

fangs alle eine mehr oder weniger vertikale Lage hatten, gehen in eine vollkommen horizontale über und verbinden sich miteinander. Die Schlußstelle liegt bei dem ersten, zweiten und fünften Wimperreifen auf der Bauchseite, bei dem dritten und vierten auf der Rückenseite [1]).



Textfig. 7. Übergangsstadium A (halbschematisch). Die ventral gelegenen Stücke der Wimperschnur sind dunkler gehalten als die dorsalen. Nervenanlage schwarz. Die römischen Ziffern geben die betreffenden Wimperreifen des späteren Tönnchens an; *c* Cölom; *ed* Enddarm; *h* Hydrocöl; *m* Mundschild; *md* Mitteldarm; *n* halbmondförmige Nervenanlagen. SEIBERT Obj. 1. Ok. III.

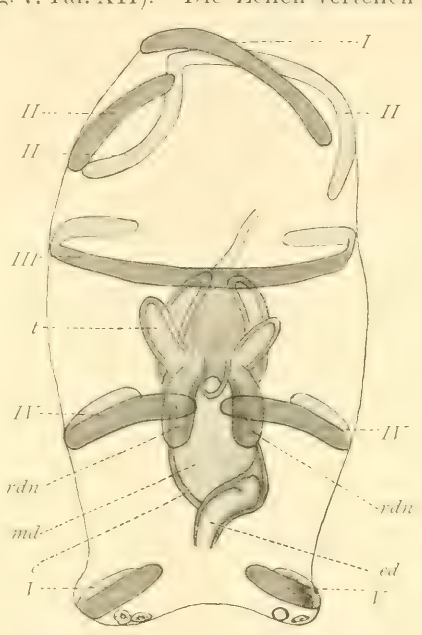
Der histologische Bau der Wimperschnur hat sich vorläufig noch nicht geändert. Dagegen machen sich am Plattenepithel Veränderungen bemerkbar. Die flachen Epithelzellen ziehen sich zusammen und passen sich durch diese Veränderung ihrer Oberfläche der bei Beginn der Metamorphose einsetzenden Verkleinerung des Tieres, die von früheren Autoren genügend beschrieben ist, an. Durch diese Umdifferenzierung nimmt die Dicke der Zellen zu. Zugleich verlieren die flachen, für das Epithel der Aurikularia charakteristischen Kerne ihre scheibenförmige Gestalt und werden auch dicker.

Die Wimperschnur.

Erst am Ende von Stadium A kann man an der Wimperschnur selbst Veränderungen bemerken. Diese äußern sich darin, daß der gesamte Faserkomplex der Degeneration anheimfällt. Die Binnen- und Endfasern, sowie die Basalstäbchen verlieren ihre scharfen Umrisse und sind bald nur als schwache Streifungen im Plasma an ihrer früheren Stelle erkennbar (s. Fig. 6, Taf. XII). Der Zusammenhang der Wimpern mit den Kernen wird durch diesen Vorgang unterbrochen, und die Wimpern fallen ab.

1) BURY 1895.

Am Ende von Stadium B kann man sehen, daß die randständigen Zellen der Wimperschnur beginnen, sich von dieser zu entfernen. Ich habe nicht feststellen können, ob die auswandernden Zellen ausschließlich Wimper- oder ausschließlich Reservezellen waren. Vielmehr glaube ich, daß für die Auswanderung nur der Umstand maßgebend ist, daß die Zellen am Rande der Wimperschnur liegen ohne Rücksicht darauf, ob es sich um Wimperzellen oder um Reservezellen handelt (s. Fig. 7, Taf. XII). Die Zellen verteilen sich zwischen die schon vorhandenen Plattenepithelzellen und bilden mit diesen ein einschichtiges Epithel zwischen den Wimperreifen, das ich Intertrochalepithel benennen will. Die langgestreckten Wimperschnurzellen flachen sich während der Auswanderung ab, die ursprünglich flachen Plattenepithelzellen nehmen dagegen an Dicke zu, so daß das Intertrochalepithel des Tönnchens schließlich ein gleichmäßiges Pflasterepithel darstellt (s. Fig. 8, Taf. XII). Nun ist durch das Auswandern der Randzellen ein Fehlbetrag entstanden, den die Wimperschnur alsbald durch eine äußerst rege Teilung ihrer Zellen soweit deckt, daß er sogar überschritten wird. So kommt es, daß die Wimperreifen des Tönnchens einen viel dickeren Querschnitt aufweisen und viel mehr Kerne enthalten, als die longitudinale Wimperschnur der Aurikularia (s. Fig. 8, Taf. XII). Zugleich bildet die Mittelzone der Wimperschnur an der Außenseite einen neuen Faserkomplex aus. Die Reste des alten Faserkomplexes sind als Körnchen, die sich mit Hämatoxylin schwärzen, rechts und links neben dem neuen Komplex nachzuweisen (s. Fig. 7, Taf. XII), doch verschwinden sie bald ganz.



Textfig. 8. Übergangsstadium B (Skizze nach dem Leben). Die ventral gelegenen Stücke der longitudinalen Wimperschnur sind dunkler gehalten. *ed* Enddarm; *md* Mitteldarm; *rdn* Anlage der Radiärnerven; *t* Tentakel; *c* Cölom. Die römischen Ziffern geben die betreffenden Wimperreifen des späteren Tönnchens an. SEIBERT Obj. 1. Ok. III.

Auf einem Querschnitt durch den Wimperreifen eines Tönnchens sieht man zunächst infolge der Zellvermehrung bedeutend mehr Kerne als bei der Aurikularia, im Maximum bis gegen 30. Ebenso wie bei der Aurikularia tragen die obersten Zellen Wimpern, aber es sind bedeutend mehr als bei der Aurikularia. Durchschnittlich zählte ich 10 Wimpern. Diese größere Anzahl ist dadurch zu erklären, daß infolge der Verdichtung der Gewebe das spezifische Gewicht des Tönnchens größer geworden, und daß daher ein kräftigerer Wimperschlag nötig ist, damit das Tier nicht zu Boden sinkt. Die oberflächlicheren Wimperzellen sind direkt aus den Wimperzellen der Aurikularia hervorgegangen. Die unteren, regellos durcheinander liegenden Zellen, die den weitaus größten Anteil an dem Zellkomplex der Wimperreifen haben, sind aus den Reservezellen der Aurikularia entstanden. Von den Kernen der Wimperzellen gehen konvergierend feine Fasern aus, die sich in kurze Stäbchen fortsetzen, die nebeneinander in radiärer Richtung aufgestellt eine rinnenförmige Schicht bilden (s. Fig. 8, Taf. XII). Wie bei der Aurikularia benenne ich die Fasern als Binnenfasern und die Stäbchen als Basalstäbchen. Auf den Basalstäbchen stehen parallel nebeneinander äußerst feine und kurze Stäbchen mit einer keulenförmigen Verdickung am Ende. Ich will sie daher Keulenstäbchen nennen. Die Verdickungen liegen alle in gleicher Höhe dicht unter der Oberfläche. Da die Basalstäbchen in einem Kreisbogen mit der Öffnung nach außen aufgestellt sind, also in verschiedenem Abstand von der Oberfläche, die keulenförmigen Verdickungen aber in gleicher Entfernung von derselben, so sind die Keulenstäbchen in der Mitte am längsten, an den Rändern kürzer. Auf den Verdickungen sitzen die Wimpern, von denen sich also ein kurzes Anfangsstück in den Zellen der Wimperreifen befindet. Im weiteren Verlauf bildet das Intertrochalepithel eine Art Scheide um die Wimperreifen, indem es sich an den Rändern verdickt und die Reifen in einem kleinen Abstand umgreift (s. Fig. 8, Taf. XII).

Nervensystem auf Stadium A.

Von den übrigen ektodermalen Organen haben wir die Schicksale jener vier Bruchstücke der longitudinalen Wimperschnur in der Nähe des Mundes und des Nervensystems der Aurikularia zu betrachten. Dies letzte besteht aus den beiden Nervenleisten und je drei von jeder Leiste ausgehenden Nerven. Als charakteristisch war von Semon hervorgehoben worden, daß die Nervenbänder

aus je zwei parallelen Reihen von Zellen bestehen. Bei älteren Aurikularien, an denen man schon den Zerfall der Wimperschnur konstatieren kann, ist das nicht mehr der Fall. Die Zellen beginnen, sich zu vermehren. So nimmt die Nervenleiste, wie man an Totalpräparaten und Schnitten sehen kann, an Breite und Dicke zu. Zugleich beginnen die Nervenbänder, sich auffallend rasch ganz bedeutend zu verkürzen. Die Wimpern sind verschwunden, ebenso die Fasern im Innern der Zellen. Dieser Vorgang ist von METSCHNIKOFF gesehen worden, doch hat ihm SEMON widersprochen und behauptet, auf Schnittpräparaten wären die Fasern stets nachzuweisen. Ich muß mich in dieser Frage auf Seite von METSCHNIKOFF stellen. Ich habe bei sorgfältigster Beobachtung von Schnittpräparaten dieses Stadiums keine Fasern finden können.

Jede Nervenleiste der Aurikularia entsendet drei Nerven, die den Zusammenhang mit der postoralen Wimperschnur bewerkstelligen. Bei der Verkürzung der beiden Nervenbänder zerreißt diese Verbindung, und die im Ektoderm liegenden Nerven werden bei der Umbildung des Ektoderms restlos resorbiert. Nur aus dem Zellenkomplex des Nervensystems der Aurikularia geht das Nervensystem der Synapta hervor.

Die Nervenzellenkomplexe rücken sehr schnell auf den Mund zu und bilden dort zwei ungefähr halbmondförmige Zellhaufen (s. Textfig. 7). Zugleich nähern sich die vier Bruchstücke der postoralen Wimperschnur, die nicht zur Bildung der Wimperreifen des Tönnchens verwendet wurden, dem Munde, und bilden um diesen ein Rechteck, den sog. Mundschild. Die Zellen dieser Abschnitte verhalten sich histologisch ebenso wie die übrigen Bruchstücke: Sie verlieren ihre Wimpern. Die Fasern und Stäbchen im Innern gehen zugrunde und werden resorbiert. Die Zellen des Mundschildes vermehren sich stark, so daß dieser aus dicken Zellwülsten mit zahlreichen Kernen besteht (s. Fig. 18, Taf. XII).

Schlundsinus.

Es ist sehr schwer, bei einem Übergangsstadium, an dem sich der Mundschild gebildet hat, Einblick in die Organanlagen zu bekommen. Die zahlreichen, dicht aneinander gedrängten Kerne machen es fast unmöglich, die einzelnen Zellkomplexe auseinander zu halten. Ein Organ, dessen Entwicklung nur auf Schnitten studiert werden kann, ist die oral cavity. Ich will vorausgreifend bemerken, daß sich aus ihr der Schlundsinus der

Synapta entwickelt. Bury beschreibt die kreisförmige Bewegung der oral cavity, um den Vorderdarm und ihre Trennung vom linken Cölom und fährt dann fort[1]): Its two ends then come nearer and nearer together, and, as I believe, fuse together early in stage B, so as to form a complete ring on the oral surface of the water-vascular ring. It is just possible indeed, that the two ends no fuse, but that a thin mesentery remains separating them.

Was diese Frage anbetrifft, bin ich in der Lage mitzuteilen, daß die beiden Enden der Schlundsinusanlage verschmelzen, ohne ein Mesenterium zwischen sich zu lassen.

Hydrocöl.

Zu gleicher Zeit schließt sich das Hydrocöl. Wegen Einzelheiten verweise ich auf die Mitteilungen Burys[2]). Das Hydrocöl mit seinen 11 Ausbuchtungen gibt seine vertikale Stellung auf, um in eine schräge überzugehen, und umgreift den Vorderdarm, der seinerseits seine vertikale Stellung ebenfalls in eine (schräg nach vorn) geneigte verwandelt hat, bis es endlich zum Verschmelzen der beiden Enden des kreisförmig gebogenen Hydrocöls kommt. Die Schlußstelle liegt im linken ventralen Interradius. Aus der untersten, 11. Ausbuchtung wird die Polische Blase, die nach unten in das Cölom hineinhängt und beim weiteren Wachsen von der Cölomwand umkleidet wird. Soweit der Bericht Burys.

Die Tentakelgefäße stehen vorläufig rosettenförmig von dem in schräger Stellung befindlichen Ringkanal ab. Bereits jetzt beginnen sie, auf ihrer Außenseite Muskeln zu bilden (s. Fig. 1, Taf. XI). Die Radiärgefäße sind auch vom Ringkanal aus nach oben gerichtet. Ihre Größe ist dieselbe wie früher: sie haben die Länge des Durchmessers des Ringkanals. In der Literatur findet sich allgemein die Angabe, daß bei der Synapta digitata die Radiärgefäße während der Entwicklung in ihrer ganzen Länge, also bis zum Afterende des Tieres angelegt werden, um später rückgebildet zu werden. Diese Ansicht ist durchaus irrig. Die Radiärkanäle als solche werden nur als diese kurzen Anfangsstücke angelegt. Zu einer weiteren Ausbildung der Kanäle kommt es nicht. Die Synapta digitata weist in dieser Beziehung eine vollständige Übereinstimmung mit der Entwicklung der Synapta vivipara auf[3]). Auch bei dieser Form sind die Radiärgefäße als

1) Bury 1895, p. 61.
2) 1895, p. 54.
3) Clark 1898.

solche kurze Ausbuchtungen nachzuweisen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung der Synapta digitata sehen wir, daß die fünf rudimentären Radiärgefäße von ihrem äußeren Ende eine einfache Zellschicht entsenden, die mit den später auftretenden Radiärnerven abwärts bis in die Nähe des Afters wächst (s. Fig. 2 u. 3, Taf. XI). In dieser einfachen Zellschicht haben wir den Beweis dafür, daß sich einst die Radiärgefäße durch das ganze Tier erstreckten.

Nervensystem auf Stadium B.

Wir hatten das Nervensystem auf einem Stadium verlassen, wo es zwei neben dem Munde gelegene halbmondförmige Zellhaufen innerhalb des Mundschildes darstellt. Diese beiden soliden Zellhaufen senken sich um — am Ende des Stadiums A — in das Innere des Tieres ein. Dann verbinden sie sich zu einem Ring, der im Mesenchym (oder besser im Gallertkern) liegend nach unten dem Vorderdarm entlang vorrückt, bis ihm der ebenfalls den Vorderdarm umgreifende Schlundsinus ein Halt gebietet.

Bei diesem Einsenkungsprozeß hat der Nervenring den Mundschild mit in der Richtung nach dem Inneren der Larve gezogen (s. Fig. 1, Taf. XI). Die Abschnitte des Mundschildes liegen nicht mehr in einer Ebene, sondern bilden die Innenseite des Mantels eines Kegelstumpfes, dessen kleinere Seite dem Nervenring, dessen Basis der Außenwelt zugekehrt ist. Bei weiterer Entwicklung verengt sich der Umfang des äußeren, größeren Kreises des Kegelstumpfmantels, so daß durch das Zusammenwachsen der äußeren Ränder des Mundschildes ein Raum abgegrenzt wird, den frühere Forscher als Atrium bezeichnet haben (s. Fig. 2, Taf. XI).

Durch die Einsenkung der Nerven ist auch der Vorderdarm in Mitleidenschaft gezogen worden. Zuerst wurde das Epithel, das sich zwischen dem halbmondförmigen Zellhaufen und dem Vorderdarm befand, mit eingezogen. Beim weiteren Versinken zieht der Nervenring den oberen Teil des Vorderdarmes nach, der wie ein Handschuhfinger bei diesem Prozeß umgekrempelt wird. Dadurch kommt der obere Teil des Vorderdarms mit der adoralen Wimperschnur vorübergehend nach außen zu liegen (s. Fig. 1, Taf. XI).

Sowie der Nervenring sich dem Schlundsinus aufgelagert hat, beginnen die Radiärnerven und Tentakelnerven als dicke, voluminöse Zellstränge hervorzusprossen. Die gesamte Nervenanlage stellt auf diesem Stadium ein typisch embryonales Gewebe

dar. Zellgrenzen sind nicht mehr sichtbar. Das ganze Gewebe ist mit dicht gedrängten Kernen prall angefüllt (s. Fig. 1, Taf. XI). SEMON betont ausdrücklich, daß die Tentakelnerven bedeutend eher zum Vorschein kommen als die Radiärnerven. Dieser Ansicht kann ich nicht beistimmen. Nach meinen Befunden entstehen die Tentakel- und Radiärnerven zu ungefähr gleicher Zeit. Die Anlage des Ring-, sowie der radialen und interradialen Nerven wird gebildet in der Zeit zwischen Stadium A und B. Dieser Zeitraum dauert ungefähr 6 Stunden. Sollten sich also die Tentakelnerven wirklich eher bilden, so kann der Unterschied nur wenige Stunden betragen. Es liegt also kein Grund vor, eine eventuelle früher Bildung der Tentakelnerven besonders hervorzuheben. Es ist auch möglich, daß bei Synapta digitata die Radiärnerven eher zum Vorschein kommen, daß sich also diese Form genau so verhält wie Synapta vivipara.

Nunmehr beginnt an dem Nervensystem auf der Oberseite des Ringnerves, sowie auf den entsprechenden Seiten der radialen und interradialen Nerven — d. h. bei den Radiärnerven auf der Außen- bei den Tentakelnerven auf der Innenseite — sich eine Zellschicht von der übrigen Masse abzusondern, die von dieser abrückt und durch diesen Abspaltungsprozeß im Innern der gesamten Nervenanlage einen zusammenhängenden Hohlraum, ein Kanalsystem entstehen läßt. Die Kanäle durchlaufen Tentakel- und Radiärnerven ihrer ganzen Länge nach und münden in einen innerhalb des Ringnerven liegenden Ringkanal (s. Fig. 2, Taf. XI). Dieser Vorgang spielt sich am Ende von Stadium B ab. Beim weiteren Wachsen der Tentakel- und Radiärnerven wächst auch der Kanal weiter, so daß er bei den Radiärnerven sich schließlich bis an das anale Ende des Tieres verschiebt. Dieser Kanal ist es, der von früheren Forschern für den Kanal des Wassergefäßsystems gehalten worden ist. Auf einem Querschnitt durch einen Radiärnerven (s. Fig. 22, Taf. XII) sieht man den elliptischen Umfang der Nervenanlage und exzentrisch nach außen gelegen den Kanal, nur durch eine Zellschicht, die mit zum Nerven gehört, von dem Mesenchym getrennt. Mit vorschreitender Entwicklung wird diese Zellschicht bald erheblich dünner, so daß sie bei einem älteren Tönnchen bereits den Charakter einer Membran mit spärlich eingestreuten Kernen angenommen hat (s. Fig. 4, Taf. XI u. 24, Taf. XII). Diesem Kanalsystem will ich den Namen Neuralkanal geben. Auf dem Querschnitt eines Tentakelnerven liegt der Canalis neuralis exzentrisch nach innen, da er sich nicht, wie die

Radiärnerven, nach außen umbiegt. Tentakel- und Radiärnerven scheiden am Ende von Stadium B auf ihrer Innenseite Nervenfasern ab.

Der Darm.

Durch den Einsenkungsprozeß der Nervenzellen war auch der Vorderdarm betroffen worden, da sein oberer Teil umgekrempelt war. Der Vorderdarm weist nicht mehr die Eigentümlichkeiten des Vorderdarms der Aurikularia auf. Die mesenchymatischen Längs- und Ringmuskeln sind rückgebildet und resorbiert worden. Die Rinnen und Wülste haben sich ausgeglichen. Außerdem hat sich, wie schon Semon erwähnt hat, die adorale Wimperschnur über die Oberfläche des Vorderdarms ausgebreitet. Das Epithel des Vorderdarms ist auf diesem Stadium bedeutend höher, da die Zellen sich in die Länge gezogen haben. Die Wimpern der adoralen Wimperschnur sind abgefallen. Der komplizierte Bau im Innern der Schnur verschwindet, d. h. die Stäbchen- und Faserschichten degenerieren und werden resorbiert. Am längsten sind die Stäbchen zu sehen, die man bis in das ausgebildete Tönnchenstadium nachweisen kann (s. Fig. 1, 2 u. 4, Taf. XI). Auf der ventralen Seite des Vorderdarms liegen die Kerne sehr dicht, viel dichter als auf der dorsalen Seite (s. Fig. 1, Taf. XI): ein Kennzeichen dafür, daß sich früher die beiden Schenkel der adoralen Wimperschnur auf dieser Seite befunden haben. Die von der adoralen Wimperschnur abstammenden Zellen verteilen sich allmählich vollkommen gleichmäßig im Vorderdarm.

Während dieser Veränderungen hat sich der Mund, wie Bury gezeigt hat, nach links verschoben. Zugleich hat der Vorderdarm seine mediane aufrechte Stellung aufgegeben und in eine vom Mund schräg nach rechts und nach unten verstreichende umgeändert.

An dem anschließenden Darmteil, dem Mitteldarm, spielen sich bei Beginn der Metamorphose ebenfalls Veränderungen ab. An älteren Aurikularien bemerkt man, daß die schon beschriebenen amöboïdbeweglichen Fortsätze des Mitteldarmes sich strecken und bedeutend in die Länge wachsen. Auf Schnitten erhält man ein merkwürdiges Bild: es sieht aus, als ob die Innenseite des Mitteldarms mit kleinen Keulen gespickt wäre (s. Fig. 19*b*, Taf. XII). Diese zottenförmigen Fortsätze können beiderseits bis zu einem Viertel des Magendurchmessers in sein Lumen hineinragen. Sie sind ebenfalls amöboïdbeweglich und weisen mitunter an ihrer

inneren Seite Vakuolen auf. Man hat den Eindruck, als ob das Tier vor der zu erwartenden Hungerperiode des Tönnchenstadiums noch einmal möglichst viel Nahrung zu sich nehmen wollte und zu diesem Zweck die betreffenden Organe — nämlich die Auswüchse des Magens — zu ganz außerordentlicher Entwicklung gelangen läßt. Denn die Fortsätze haben die Funktion, Nahrung, die in den Magen gestrudelt wird, zu packen und zu verdauen. Sobald die adorale Wimperschnur kurz nach Beginn der Metamorphose rückgebildet wird, gleichen sich die Vorsprünge des Magens aus, und alsbald verfallen sämtliche Zellen in Teilung, und es beginnt eine geradezu fieberhafte Zellvermehrung. Ein Schnitt genügt, um alle Stadien der Mitose zu zeigen. Durch diese Wucherung wird das Lumen des Darmes verengt (s. Fig. 1, Taf. XI). Denn da die Zellen sich andauernd vermehren, drängen sie sich gegenseitig und pressen sich, so daß sie eine lange Gestalt annehmen. Später geht die Vermehrung soweit, daß die Zellen von ihren Nachbarn aus der Reihe gedrängt werden, so daß das Lumen des Magens schließlich prall mit Zellen ausgefüllt ist. Auf späteren Stadien sieht man, daß der Magen kein Lumen hat, während Vorder- und Enddarm stets ein solches besitzen.

Dann beginnt der Darm die schon oft beschriebene Krümmung auszuführen. Er bekommt erst eine leichte Knickung auf der ventralen Seite. Dann beginnt der untere Teil der Magenwand auf der linken Seite und nach oben auszuliegen. Die Biegung, die im Sinne des Uhrzeigers erfolgt, nimmt zu. Der Biegung nach oben entspricht eine nach unten, damit der Zusammenhang mit dem Enddarm nicht verloren geht. Es entsteht, wie Bury sagt, an ascending portion running up on the left side from the junction with the stomach, and a descending portion, continuous with the remainder of the intestine, on the right[1]).

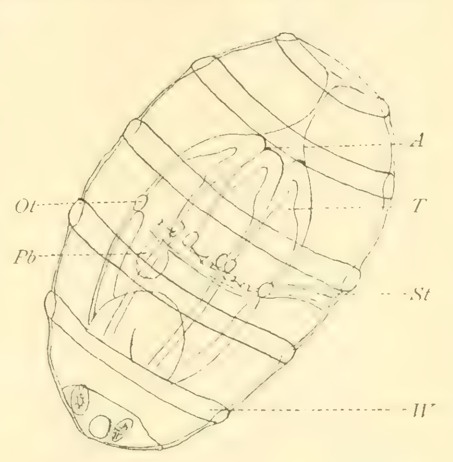
Wenn also die Synaptiden im ausgebildeten Zustand einen gestreckten Darmverlauf haben, so tritt im Laufe ihrer Entwicklung doch der typische, dreifach gefaltete Holothuriendarm auf. Die Falten dieses Darmes entstehen aus dem Mitteldarm der Larve.

Durch diese Faltung des Darmes ist aber seine Längenausdehnung bedeutend vermindert worden. Diese Erscheinung ist nicht ohne Folgen. Zunächst wird der Vorderdarm mit sämtlichen Organen, die ihn umlagern, herabgezogen. Dadurch kommen

1) Bury 1895.

Wassergefäßring, Schlundsinus und Nervenring beinahe in die Mitte des Tieres zu liegen (s. Textfig. 9). Außerdem werden die Wimperschnurabschnitte des Mundschildes in das Atrium hineingezogen. Sobald sie sich dort befinden, beginnen die äußeren Ränder des Atriums zusammenzuwachsen, bis nur noch ein kapillarer Spalt übrig bleibt (s. Fig. 2, Taf. XI). Die Ektodermwülste des Mundschildes zerfallen in fünf einzelne Stücke, die sich den Spitzen der Tentakeln auflagern, um später das Sinnesepithel der Tentakel zu liefern.

Wie der Vorderdarm, wird auch der Enddarm durch die Faltung des Darmes in das Innere gezogen. Im Laufe der Metamorphose hat sich sein flaches Epithel erhöht, ähnlich dem Epithel des Vorderdarmes. Der After beginnt sich zu schließen. Dann rückt der Enddarm, dessen Ende geschlossen ist, in die Höhe. Das geschlossene Ende trennt sich von dem Epithel, und zwischen Enddarm und Epithel rückt eine auffallende Ansammlung von Mesenchymzellen mit sehr charakteristisch vakuolisiertem Plasma (Fig. 2 und 3, Taf. XI). Damit ist der Nachweis erbracht, daß der After der Aurikularia, entgegen den Angaben von SEMON, nicht unmittelbar in den des Tönnchens übergeht.



Textfig. 9. Tönnchen. *Ot* Otocyste; *Pb* Polische Blase; *St* Steinkanal; *A* Atrium; *T* Tentakel; *W* Wimperreifen.

Kalkkörper.

Bei Beginn der Metamorphose sind die Kalkgebilde der Aurikularia mit den Mesenchymzellen, von denen sie gebildet wurden, aus den beiden Zipfeln nach unten in die Mitte des sich bildenden Tönnchens gerückt. Die Mesenchymzellen lösen nun den Kalk der Rädchen auf und speichern die entstandene Kalklösung in zahlreichen Vakuolen in ihrem Plasma auf. Die Kalkkörper werden bis auf eine Kugel und drei bis vier Rädchen aufgelöst. Um diese herum legen sich die Zellen mit dem stark vakuolisierten Plasma und bilden das Polster, das sich scharf von dem übrigen fibrillären Mesenchym abhebt.

Kiemenrudiment.

Während der Rückbildung des Afters bildet sich (Fig. 3, Taf. XI) am Enddarm eine kleine Aussackung, die nach oben gerichtet ist. Sie bleibt während des ganzen Tönnchenstadiums sichtbar, um erst beim Übergang in die junge Synapta zu verschwinden. Die Aussackung entsteht an der ventralen Seite des Enddarms. Wir haben in ihr den letzten Rest eines ehemaligen Kiemenbaumes (einer „Wasserlunge"), wie ihn viele andere Holothurien besitzen. Daß dieser letzte Rest eines Kiemenbaumes solche auffallend kleine Dimensionen aufweist, ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß auch die Radiärgefäße bloß als kurze, kaum in Betracht kommende Ausstülpungen des Wassergefäßringes nachzuweisen sind.

Cölome.

Unter der Faltung des Mitteldarmes hat ferner das Mesenterium zu leiden. Dieses hat sich dorsal durch Aneinanderlegen der Ränder der Cölomtaschen gebildet. Auf der ventralen Seite war Verschmelzung eingetreten. Durch die Krümmung des Darmes wird es gezwungen seinen geraden Verlauf aufzugeben. Es biegt sich auf der linken Seite schräg abwärts, dann dem aufsteigenden Darmteil folgend, aufwärts und schließlich auf der rechten Seite wieder nach unten. Während dieses Vorganges haben sich die Wände der Leibeshöhle voneinander entfernt. Ihr Wachstum hält gleichen Schritt mit der Aufzehrung des Gallertkernes. Bald reichen sie unten bis an das Ende des Enddarmes, oben bis an den Wassergefäßring. Semon teilt mit, daß die Enterocölien nach oben den Ringkanal, sowie die Anfangsstücke der Tentakel- und Radiärkanäle umwachsen und diesen Teilen peritoneale Überzüge und Aufhängebänder liefern. Der Raum, der durch diesen Vorgang gebildet werden soll, und den Semon abbildet[1]), ist, nebenbei bemerkt, der Schlundsinus. Semon hat die Entstehung des Schlundsinus aus dem linken Cölom übersehen. Er hätte sich trotzdem sagen müssen, daß eine Entstehung auf diesem Wege unmöglich war. Denn der Ringkanal mit den Tentakelkanälen und den Anfangsstücken der ebenfalls aufsteigenden Radiärgefäße, sowie der Kalkring schließen den Raum über der Leibeshöhle so vollständig ab, daß die Enterocölien sich der Unterseite der genannten Organe wohl anlegen, nie aber dieselben umwachsen

1) Semon 1888, Tafel III, Fig. 9.

können. Da den Cölomtaschen also dieser Weg versperrt ist, können sie unmöglich oberhalb des Ringkanals Suspensorien bilden.

Die Otocysten.

Am Ende von Stadium B, wenn die Radiärnerven zur vollkommenen Ausbildung gelangt sind, treibt die Wandung der Leibeshöhle rechts und links von jedem Radialnerv je eine nach oben gerichtete Ausstülpung (s. Fig. 20, Taf. XII), zusammen also deren 10. Diese 10 kleinen Ausstülpungen schnüren sich bald vollkommen ab und liegen dann als Otocysten je eine rechts und links von jedem Radialnerven. Vorläufig liegen sie noch unmittelbar der Cölomwand an (s. Fig. 21, Taf. XII). Später rücken sie von dieser ab, werden durch Mesenchym vollkommen davon getrennt und werden mit dem Radialnerven durch Nervenfasern verbunden. Über die Entstehung der Otocysten sind mancherlei Meinungen geäußert worden. Ich will sie nicht alle wiederholen. Nur möchte ich erwähnen, daß Semon[1]) die Vermutung ausspricht, daß sie aus dem Mundschild entständen. Bei der Entwicklung von Synapta vivipara hat Clark angegeben, daß die Otocysten in der von Semon vermuteten Weise entstehen. Er schreibt[2]):

„The formation of the otocysts of Thomson, the ‚hörorgane‘ of Baur, takes place as described by Semon. They arise by evaginations from the outer side of the circumoral ring close beside the outgrowths wich form the radial nerves.“

Wenn man bedenkt, wie groß die Übereinstimmungen in der Entwicklung der Synaptiden sind, so erscheint es zweifelhaft, ob sich die Sache in der von Clark geschilderten Weise verhält. Vielleicht erweisen sich bei erneuter Untersuchung die Otocysten der Synapta vivipara ebenfalls als Ausstülpungen der Leibeshöhle, mithin als mesodermale Organe.

Die Muskeln.

Die Cölomwand bildet ferner, wie wir durch Metschnikoff wissen, die Körpermuskulatur der Synapta. Die Muskulatur an den Tentakeln wird von diesen selbst erzeugt. Sie sind die ersten Muskeln, die gebildet werden. Bereits am Stadium B sind sie nachzuweisen. Und zwar bildet das Epithel der Tentakel auf der

1) Semon 1888.
2) Clark 1895, p. 66.

Außenseite Längsmuskeln. Zugleich schnüren sich die Tentakel an ihrem Ursprung aus dem Ringkanal ein. Diese Einschnürung schreitet weiter vor. Schließlich entstehen zwei Klappen, die sich in die Höhe biegen und die Ventile der Tentakel bilden (siehe Fig. 2 u. 3, Taf. XI). Die Ventile werden durch Muskeln bewegt, die direkt die Fortsetzung der Tentakelmuskeln sind.

Die nächsten Muskeln werden ebenfalls vom Hydrocölepithel gebildet, und zwar scheidet die einfache Zellschicht, die von jedem Radiärgefäß bis zum analen Körperende hinzieht und die den letzten Rest der ehemalig sich bis zum After erstreckenden Radiärgefäße darstellt, einige dünne Längsfasern ab (s. Fig. 2, 3, 4, Taf. XI; Fig. 24, Taf. XII), die schon Semon gesehen hat. Ringkanal und Polische Blase bilden Ringmuskeln (s. Fig. 3, Taf. XI). Von der Körpermuskulatur wird zuerst die Ringmuskelschicht gebildet (s. Fig. 2, Taf. XI), dann erst die Längsmuskulatur (s. Fig. 3, Taf. XI). Diese von Semon gemachte Entdeckung kann ich nur bestätigen. Am analen Ende bildet die Leibeshöhlenwand einige zum Enddarm hinüberspannende Rückziehmuskeln (s. Fig. 3, Taf. XI).

Nach allen diesen Umwandlungen hat das Tier das Stadium des Tönnchens erreicht.

Das Tönnchenstadium.

Allgemeine Kennzeichen.

Die Farbe des Tönnchens ist nicht durchsichtig, wie bei der Aurikularia, sondern lichtbraun, ungefähr wie Milchkaffee. Bedingt wird diese Färbung durch die Verdichtung der Gewebe, die der Verkleinerung des Tieres entspricht. Das Tönnchen hat den dritten Teil der Größe der Aurikularia. Es bewegt sich mit Hilfe seiner fünf Wimperreifen sehr schnell in aufrechter Stellung im Wasser umher. Dabei dreht es sich um seine Längsachse. Im Innern des Atriums, das vorläufig nur durch den kapillaren Spalt eine Verbindung mit der Außenwelt hat, spielen die Tentakel. Erst an älteren Tönnchen sieht man die Fühler sich außerhalb des Körpers bewegen. Das kommt daher, daß der Darm, der durch seine Faltung das Wassergefäßsystem in das Innere des Tierkörpers hineingezogen hatte, sich zu strecken beginnt. Dadurch wird das Hydrocöl, das am Vorderdarm angewachsen ist, allmählich aus dem Innern des Tönnchens an das Vorderende gedrängt. Der kapillare Spalt des Atriums muß sich erweitern und durch die entstandene Öffnung vermögen die Tentakel sich ins

Freie zu strecken. Das Wassergefäß rückt unter gleichzeitiger Größenzunahme der Leibeshöhle weiter an das Vorderende des Tieres, bis sich schließlich das Atrium ausgeglichen hat und verschwunden ist (s. Fig. 3, Taf. XI). Auf der Spitze der Tentakel befindet sich ein mehrschichtiges Epithel (Fig. 3, Taf. XI), das aus den Zellen des Mundschildes hervorgegangen ist. Besondere Sinnes- und Klebzellen sind noch nicht vorhanden. Wenn das Tönnchen sich mit den Fühlern irgendwo anheftet, so wird das dadurch ermöglicht, daß das Tier die Spitzen der Tentakel fest an den betreffenden Gegenstand drückt und durch Adhäsion daran haftet.

Eine Nahrungsaufnahme findet während des Tönnchenstadiums nicht statt, da weder bei jungen Tieren der kapillare Spalt des Atriums weit genug ist, Nahrungskörper durchzulassen, noch bei älteren in dem prall mit Zellen angefüllten Magen Speise aufgenommen werden könnte.

Die Hauptpunkte des Baues des Tönnchen will ich kurz wiederholen. Bei dieser Zusammenstellung nehme ich eine Einteilung in zwei Gruppen vor. Die erste Gruppe enthält die Organe, die unverändert in die Synapta übergehen, die zweite diejenigen, die nur für das Tönnchen charakteristisch sind und demnach beim Übergang in die junge Synapta Veränderungen durchmachen.

Spezielle Kennzeichen.

Erste Gruppe.

Das Nervensystem besteht aus Ring-, Radiär- und Tentakelnerven. Die Fasern liegen auf der Innenseite. Im Innern des gesamten Nervensystems befindet sich ein zusammenhängendes Kanalsystem, das als Schizocöl entstanden ist. Die äußere Wand dieses Raumes hat membranösen Charakter. Das Nervensystem des Tönnchens ist nur aus den Seitenleisten der Larve hervorgegangen.

Von Sinnesorganen sind 10 Otocysten vorhanden. Diese liegen paarweise rechts und links von jedem Radialnerven und stehen mit diesen durch Nervenfasern in Verbindung. Sie sind Ausstülpungen der Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle reicht vom Ringkanal bis zum analen Ende des Tieres. Das Mesenterium hat einen gewundenen Verlauf (vgl. Darm).

Die Muskulatur besteht aus der Ring- und Längsmuskulatur des Darmes und des Körpers, die vom Cölom gebildet wird. Die Ringmuskeln entstehen eher als die Längsmuskeln.

Ferner bildet das Hydrocöl Muskeln, nämlich Längsfasern an den Tentakeln und den rudimentären Radiärgefäßen und Ringmuskeln an dem Ringkanal und der POLIschen Blase. Mesenchymatische Muskeln sind nicht vorhanden.

Das Hydrocöl besteht aus Ringkanal, Tentakeln, rudimentären Radiärgefäßen, POLIscher Blase und Steinkanal mit Madreporenblase. Der Schluß der Hydrocölanlage hat an der POLIschen Blase im linken ventralen Interradius stattgefunden. Der Steinkanal mündet adradial. Die Radiärgefäße bestehen aus einem kurzen bis zu dem Kalkring aufsteigenden Anfangsstück. Von da an sind sie rückgebildet und nur als eine einfache Zellschicht nachzuweisen. Am Ursprung der Tentakel aus dem Ringkanal befinden sich Semilunarklappen.

Das Mesenchym, entstanden aus den Mesenchymzellen der Aurikularia, hat fibrilläre Struktur.

Bleibende Kalkkörper sind die 10 Kalkringstücke und die Madreporenplatte am Steinkanal. Sie sind von Mesenchymzellen gebildet.

Zweite Gruppe.

Das Epithel: die fünf Wimperreifen sind aus den Bruchstücken der postoralen Wimperschnur der Aurikularia hervorgegangen. Sie haben einen verwickelten Bau, bestehend aus mehreren Faser- und Stäbchenschichten.

Das Intertrochalepithel umhüllt die Wimperreifen scheidenartig. Es besteht aus den Zellen des Plattenepithels der Aurikularia und den ausgewanderten Randzellen der Wimperschnur.

Der Darmkanal hat den typischen Verlauf des dreifach gefalteten Holothuriendarmes. Seine Abschnitte sind aus den entsprechenden Organen der Aurikularia hervorgegangen.

Der Vorderdarm hat Lumen. Seine Wandung ist aus dem Vorderdarm der Larve und den Zellen der adoralen Wimperschnur entstanden.

Der Mitteldarm ist mit Zellen prall angefüllt und hat kein Lumen. Er ist dreimal gefaltet.

Der Enddarm hat Lumen und trägt eine Ausstülpung: das Rudiment eines ehemaligen Kiemenbaumes. Der After ist geschlossen.

Der Schlundsinus bildet zwischen Ringkanal und Nervenring einen geschlossenen Hohlraum. Er ist aus dem linken Cölom entstanden.

Vergängliche Kalkgebilde sind eine Kalkkugel und mehrere Rädchen am analen Ende des Tieres. Sie liegen in dem Zellpolster mit dem stark vakuolisierten Plasma.

Den Tentakeln liegen dicke Zellwülste auf, entstanden aus dem Mundschild der Larve.

Die Umwandlung in die junge Synapta.

Die Veränderungen an den Kalkgebilden und den Zellwülsten auf den Tentakelspitzen sind nebensächlicher Natur.

Kalkkörper.

Die Kalkgebilde werden aufgelöst. Zuerst verschwinden die Rädchen. Die Kalkkugel ist noch mehrere Wochen in der jungen Synapta sichtbar, ehe sie auch endlich aufgelöst wird. Die Mesenchymzellen, die am analen Ende des Tönnchens das Polster für die Kalkkörper abgeben, verlieren die vakuolisierte Struktur ihres Plasmas, rücken auseinander und verteilen sich gleichmäßig unter den übrigen fibrillären Mesenchymzellen.

Die Zellen, die auf den Spitzen der Fühler ein mehrschichtiges Epithel bilden, verteilen sich und flachen sich ab, so daß am Ende die Tentakel auf ihrer ganzen Oberfläche von einem einschichtigen Epithel überzogen sind.

Schlundsinus.

Der Schlundsinus hat im Lauf der Metamorphose sein Lumen vergrößert. Beim Übergang in die junge Synapta bricht sein Epithel zwischen je einem Radiärgefäß und Tentakelkanal durch und stellt dadurch offene Verbindungen mit der Leibeshöhle her. Die Wand des Schlundsinus, die dem Vorderdarm direkt anliegt, sozusagen das splanchnische Blatt des Schlundsinus, bildet ebenso wie die entsprechende Wand der Leibeshöhle eine äußere Längs- und eine innere Ringmuskelschicht um den oberen nicht vom Cölomepithel umkleideten Teil des Vorderdarmes vom Ringkanal bis zum Nervenring (s. Fig. 24, Taf. XII). Durch die Bildung dieser Muskeln beweist der Schlundsinus seinen morphologischen Charakter als Cölomteil.

Wimperreifen.

Ich hatte mitgeteilt, daß das Tönnchen mit Hilfe seiner fünf Wimperreifen frei im Wasser umherwirbelt, also eine pelagische Lebensweise hat. Diese wird beim Übergang zur definitiven Form aufgegeben und die junge Synapta geht zur benthonischen Lebensweise über. Der Übergang wird durch das Schwinden der Wimperreifen gekennzeichnet. Die junge Synapta lebt auf dem Grunde und tastet sich mit ihren Fühlern fort, so daß die Wimperreifen, die bisher dem Tier zur Fortbewegung gedient hatten, überflüssig werden. Semon teilt mit, daß alle Zellen der Wimperreifen sich ausbreiten und das definitive Körperepithel liefern. Gegen diese Behauptung äußerte Ludwig Bedenken. Der Vorgang ist folgender:

Zuerst wird der vorderste Wimperreifen rückgebildet. Die vier anderen folgen dann ungefähr gleichzeitig. Die Scheiden um die Wimperreifen gleichen sich aus (s. Fig. 9, Taf. XII). Die untersten Zellen von diesen fangen an abzusterben; ihre Kerne schrumpfen zusammen, verlieren den Zusammenhang mit den übrigen Zellen und werden von den umliegenden Geweben resorbiert. Sie werden kleiner und kleiner und verschwinden schließlich ganz. Vor allem beteiligt sich das Epithel an dieser Resorption. Ein Teil der Kerne wird auch ins Mesenchym gedrängt und dort aufgebraucht (Fig. 9 und 10, Taf. XII).

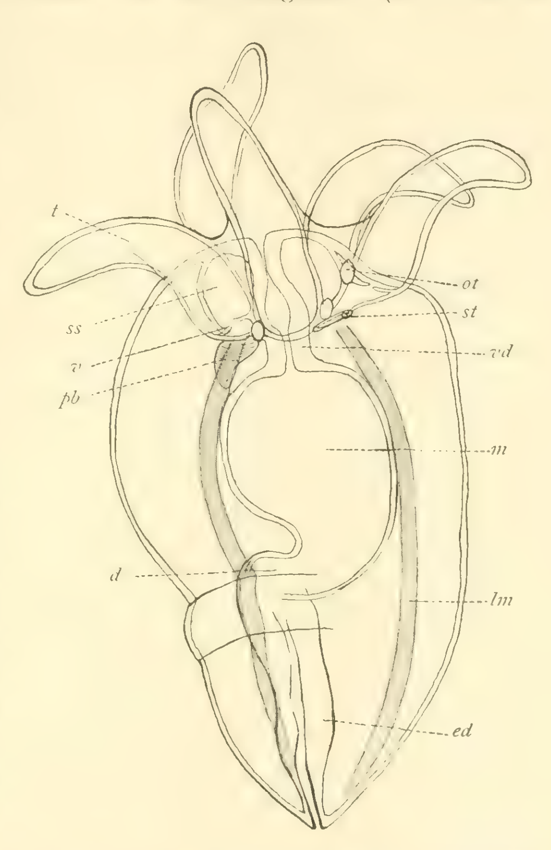
Die oberen Zellen der Wimperreifen werfen die Wimpern ab und verteilen sich nunmehr mit den schon vorher vorhandenen Epithelzellen gleichmäßig über die ganze Oberfläche. Die verschiedenen Faser- und Stäbchenschichten sind noch eine Weile in degeneriertem Zustand sichtbar und verschwinden dann vollständig. Das Epithel flacht sich bedeutend ab und stellt auf den ältesten von mir beobachteten Stadien ein sehr dünnes Plattenepithel dar (s. Textfig. 10 u. Fig. 11 u. 24, Taf. XII).

Der Darm.

Schon im Tönnchenstadium hatte der Darm begonnen sich zu strecken. Auch nach Verlust der Wimperreifen schreitet die Streckung weiter vor. Der aufsteigende Teil des Darmrohres geht aus seiner vertikalen Lage in eine horizontale über (s. Textfig. 10). Schließlich gleicht sich auch diese Unregelmäßigkeit im Verlauf des Darmes aus, so daß die Synapta am Ende ihrer

Entwicklung den charakteristischen gestreckten Verlauf des Darmes aufweist. Durch die Streckung des Darmes wird der Enddarm, an dem die früher beschriebene Ausbuchtung (rudimentäre Kieme) verschwunden ist, dem hinteren Ende genähert. Das Ende des Enddarmes schiebt sich an das Epithel des analen Körperendes, berührt dieses und bildet an der Berührungsstelle (d. i. dieselbe Stelle, an der sich früher der After befand) eine Öffnung. Damit ist der After der Synapta definitiv gebildet.

Hand in Hand mit diesen Veränderungen geht die histologische Differenzierung des Darmepithels.



Textfig. 10. Junge Synapta (nach einem Sublimat-Präparat). *d* Dünndarm; *ed* Enddarm; *m* Magen; *pb* polische Blase; *ot* Olocyste; *ss* Schlundsinus; *st* Steinkanal; *t* Tentakel; *v* Tentakelventil; *vd* Vorderdarm; *lm* Längsmuskeln. SEIBERT Obj. 1. Ok. III.

Am Vorderdarm sind die letzten Reste der adoralen Wimperschlinge vollkommen verschwunden. Die Zellen nehmen nunmehr unregelmäßige Konturen an. Zugleich wird das Plasma glasig durchsichtig und bildet zahlreiche Vakuolen (s. Fig. 24, Taf. XII). Der Bau der Zellen macht es wahrscheinlich, daß es sich um Schleimzellen handelt.

Im Mitteldarm beginnen die Zellen, die das Innere ausfüllen, von der Mitte aus nach den Rändern zu rücken und sich an der Magenwand zu ordnen. Dadurch wird das frühere Lumen wieder hergestellt. An dem Epithel dieses Darmabschnittes sieht man eine Differenzierung in zwei Zellarten Platz greifen.

Der obere Teil des Mitteldarmes, der in fast geradem Verlauf sich vom Vorderdarm bis zur ersten Biegung erstreckt, bildet in seiner Wand zahlreiche Drüsenzellen (s. Fig. 23, Taf. XII). Diese haben eine keulenförmige Gestalt und stimmen vollkommen mit den Drüsenzellen im Magen der erwachsenen Synapta überein, wie sie HAMANN beschrieben hat. Die Kerne der Zellen liegen nach außen zu.

An dem unteren Teil des Mitteldarmes des Tönnchens, der aber schon nicht mehr die Faltung so scharf aufweist, sondern einen ungefähr halbkreisförmigen Verlauf hat, plattet sich das Epithel ab und bildet eine ziemlich flache Zellschicht.

Der Enddarm hat sein gleichmäßig hohes Zylinderepithel beibehalten.

Die junge Synapta zeigt auf diesem Stadium denselben Bau des Magens wie die erwachsene Form. Vorder- und Enddarm behalten ihre Funktion. Der vordere Teil des Mitteldarmes mit den Drüsenzellen wird zum Magen, der darauffolgende Teil zum Dünndarm der Synapta. Die beiden mittelsten Darmabschnitte der ausgewachsenen Form, der Magen und der Dünndarm, entstehen also allein aus dem Mitteldarm der Larve.

Vor allem durch die Differenzierungen des Magenepithels geschieht es, daß der Darm die beschriebene Streckung ausführt. Die Zellen, die einst im Innern des Darmes lagen, haben sich nach der Wand begeben, sich dort gleichmäßig in einer Schicht nebeneinander gelagert, und haben dadurch die Längenausdehnung des Darmes in hohem Maße vergrößert. Gleichzeitig ist die Körperoberfläche durch Abplattung der Epidermiszellen größer geworden. An dem Epithel der Leibeshöhle zeigt sich derselbe Vorgang. Auch hier haben sich die Zellen bedeutend abgeflacht und dadurch ihre Oberfläche vergrößert. Infolge der Vergrößerung schließen sie einen bedeutend größeren Raum ein, der in gleichem Maße mit der Längenzunahme des Darmes und der Oberflächenvergrößerung des Körperepithels wächst. Durch Ausdehnung der Leibeshöhle wird die Masse des Gallertkernes verdrängt, der schließlich als eine kaum nachweisbare, zwischen Cölom- und Körperepithel befindliche Schicht, in der die mesenchymatischen Bindegewebszellen eingelagert sind, sich darstellt.

Dadurch, daß die Gewebeschichten dünner werden, nimmt die Synapta solche Durchsichtigkeit an, daß man sämtliche Organe mit wunderbarer Deutlichkeit sehen kann. Man sieht die Tentakel

sich bald zusammenlegen, bald sich ausbreiten und an einem Gegenstand herumtasten. Bald heftet sich das Tier mit einem oder zwei Tentakeln an und läßt den Körper vom Wasser hin- und herbewegen. Plötzlich zieht es die Längsmuskeln zusammen, so daß es beinahe kugelförmige Gestalt annimmt. Im nächsten Augenblick hat es sich lang und dünn ausgezogen. Gleich darauf schnürt es sich in der Mitte ein und läßt die beiden abgeschnürten Teile als zwei dicke Auftreibungen hervortreten. Dann wieder krümmt es sich dermaßen, daß die Tentakel den After berühren. Mit kleinen Ruhepausen geht diese Beschäftigung ununterbrochen fort.

Das Spiel der Tentakel hat vor allem den Zweck, Nahrung, die auf dem Boden sich vorfindet, zu suchen. Denn die Synapta lebt jetzt ausschließlich auf dem Grunde. Ich fand allerhand Detritus im Magen. Sehr häufig waren ferner Diatomeen zu finden. Auch einige Amöben entdeckte ich eines Tages im Innern des Tieres, sowie einige andere Protozoen, deren Natur ich nicht mehr festzustellen vermochte. Seit Ende des Aurikulariastadiums nimmt die Synapta also erst jetzt, nach Erreichung ihrer definitiven Form, zum erstenmal wieder Nahrung auf.

Nachdem sich im Magen der jungen Synapta die Drüsenzellen gebildet haben und die Nahrungsaufnahme begonnen hat, zeigt sich am Magenepithel ein Vorgang, den ich anfangs für pathologisch hielt. Das kann er aber wohl kaum sein, da er gleichmäßig an allen von mir beobachteten Exemplaren auftrat. Die Drüsenzellen der Magenwand verschwinden nämlich. Das Epithel flacht sich ab, wobei die Drüsenzellen ihre längere Achse verkürzen. Die Abflachung schreitet weiter vor. Die Drüsenzellen verlieren die ihnen eigentümliche Struktur und sind bald nicht mehr von ihren Nachbarn zu unterscheiden. Die Magenwand stellt auf diesem Stadium — dem letzten, das ich beobachtet habe — ein gleichmäßiges flaches Pflasterepithel dar (siehe Fig. 24, Taf. XII). Wie ich mir den Schwund der Drüsenzellen zu deuten habe, ist mir völlig unklar. Die Frage gestaltet sich noch verwickelter, wenn man bedenkt, daß sich dieselben Zellen an demselben Teil des Darmes der ausgewachsenen Synapta wieder bilden. Warum also die Drüsenzellen der jungen Synapta, die schon einmal tätig gewesen sind, erst einmal rückgebildet werden, ehe sie sich für immer an dem Magenepithel herausdifferenzieren, ist mir unverständlich.

Spätere Stadien habe ich nicht mehr beobachtet.

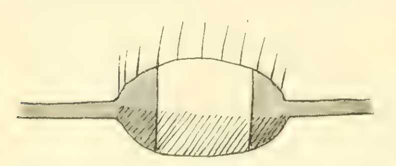
Schlußbetrachtung.

Metaplastische Vorgänge.

Bei einem Überblick über die Entwicklungsvorgänge der Synapta verdienen einige Tatsachen eine besondere Erwähnung.

Die auffallendsten Stadien in der Entwicklung der Synapta sind die Aurikularia und das Tönnchen, die beide äußerlich charakterisiert sind durch den Verlauf von wimpernden Zellwülsten, zwischen denen sich ein mehr oder weniger flaches Epithel ausbreitet. Schon seit JOHANNES MÜLLER ist es bekannt, daß die Wimperreifen des Tönnchens aus der Wimperschnur der Aurikularia hervorgehen. Allerdings war man der Meinung, daß die Wimperschnur keinerlei Veränderungen ausgesetzt sei. Diese Meinung ist aber irrig.

Wie ich dargelegt habe, besteht die Wimperschnur aus eigentlichen Wimperzellen und aus Reservezellen. Während der Metamorphose wird der Faserkomplex der Wimperzellen vernichtet. Während alsdann in der beschriebenen Weise die Randzellen — Wimper- + Reservezellen — auswandern, um als Deckepithel eine neue Funktion zu übernehmen, bildet die mittlere Zone einen neuen Wimperapparat aus (s. Textfig. 11) und übernimmt von Neuem die Funktion eines Wimperorgans. Beachtenswert an diesem Wimperapparat ist die doppelte Anzahl von Stäbchen, nämlich die eigentlichen Basal- und die Keulenstäbchen. Die Bildung des Wimperapparates der Reifen des Tönnchens stellt einen typischen Fall von Umprägung oder Metaplasie im Sinne WOLTERECKS dar[1]. Den durch das Auswandern der randständigen Zellen entstandenen Fehlbetrag deckt die Wimperschnur durch Vermehrung ihrer Zellen. Vor allem die Reservezellen sammeln sich in großer Anzahl an. Welchen Zweck diese Anhäufung der Reservezellen hat, wird erst klar, wenn man Übergangsstadien zur Synapta untersucht. Denn wie wir im weiteren

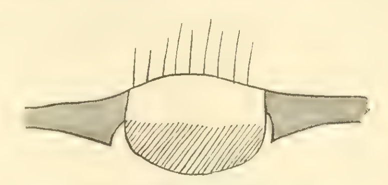


Textfig. 11 (schematisch). Verhältnis der Wimperschnur der Aurikularia zum Intertrochalepithel und zu den Wimperreifen des Tönnchens. Die Reservezellen der Wimperschnur sind schraffiert. Aus dem dunkel gehaltenen Plattenepithel und den gleichfalls dunklen Randzonen der Wimperschnur entsteht das Intertrochalepithel. Aus der mittelsten Zone gehen die Wimperreifen des Tönnchens hervor.

1) WOLTERECK 1904.

Verlauf der Entwicklung sehen, müssen die funktionierenden Zellen der Wimperreifen nochmals eine Umbildung durchmachen. Sie geben ihre Tätigkeit als Wimperorgane auf und übernehmen — entsprechend der Funktionsänderung der Randzellen der longitudinalen Wimperschnur — die Rolle von Deckepithelzellen (siehe Textfig. 12). Also abermals ein Fall von Metaplasie.

Während dieses Vorganges nimmt die Synapta plötzlich an Größe zu. Um der damit verbundenen Vergrößerung der Oberfläche sich anzupassen, ohne sich allzusehr abplatten zu müssen und dadurch an Widerstandsfähigkeit einzubüßen, resorbieren die Epithelzellen das ganze Zellmaterial, das in den Wimperreifen in den Reservezellen aufgespeichert ist. Auf Kosten dieser Zellen vermögen die Epithelzellen das plötzliche Wachstum der jungen Synapta unbeschadet zu überstehen. Erst jetzt also, beim Übergang in die definitive Form, werden die Reservezellen, die sich schon in der Wimperschnur der Aurikularia nachweisen lassen, aufgebraucht.



Textfig. 12 (schematisch). Verhältnis der Wimperreifen des Tönnchens zum Körperepithel der Synapta. Das dunkel gehaltene Intertrochalepithel, welches aus dem Plattenepithel und den Randzonen der Wimperschnur der Aurikularia hervorgegangen ist, und das weiße Wimperepithel der Wimperreifen bilden das Körperepithel der Synapta. Die schraffierten Reservezellen werden resorbiert.

Von nicht geringerem Interesse ist die Entwicklung des Plattenepithels. Auch bei diesem Organ spielt die Metaplasie im Laufe der Entwicklung zum Intertrochalepithel eine Rolle. Zwar behält das Plattenepithel der Aurikularia seine Funktion als Deckepithel. Aber die Randzellen der Wimperschnur müssen diese Tätigkeit erst übernehmen. Bei denjenigen Randzellen, die vorher als Wimperzellen tätig waren, liegt diesem Vorgang Metaplasie zugrunde. Anders ist der Fall bei den Reservezellen zu betrachten. Diese Zellen verharren in latentem Zustand, haben also keine eigentliche Funktion. Wenn nun einige der Zellen eine Funktion übernehmen, so ist dieser Vorgang als Cänoplasie im Sinne Woltereck's aufzufassen. Bei der Bildung des Intertrochalepithels ist also die gemeinsame Einwirkung von meta- und cänoplastischen Einflüssen festzustellen. Allerdings möchte ich darauf hinweisen, daß im Verhältnis zu den häufigen und sehr tief einschneidenden metaplastischen Vorgängen in der Entwicklung der Synapta dieser einzelne Fall von Cänoplasie eine durch-

aus untergeordnete Rolle spielt. Welchen Zweck das Auswandern der Randzellen der Wimperschnur hat, ist nicht so ohne weiteres zu sagen. Es ist möglich, daß durch diesen Vorgang den dünnen, protoplasmaarmen Plattenepithelzellen, deren Lebensenergie durch längeres Verweilen in demselben Zustand geschwächt ist, neues lebenskräftigeres Zellmaterial zugeführt werden soll.

Sind also die Elemente der longitudinalen Wimperschnur im Laufe der Entwicklung mancherlei Änderungen, vor allem metaplastischen, ausgesetzt, so verhält es sich mit der adoralen Wimperschnur ebenso. Diese, im Stadium der Aurikularia als Strudelapparat tätig, gibt bei Eintritt der Metamorphose diese Tätigkeit auf, da der Magen nicht mehr imstande ist, Nahrung zu verdauen, und stellt ihre Zellelemente zum Aufbau des Vorderdarmes der späteren Stadien zur Verfügung. Dabei verschwinden die Eigentümlichkeiten der Wimperzellen vollständig, und niemand würde es dem definitiven Vorderdarm der Synapta ansehen, daß er aus ursprünglich histologisch vollkommen verschiedenen Zellen aufgebaut ist. Auch in diesem Falle liegt also Umprägung vor.

Durch neuere Untersuchungen ist es in letzter Zeit des öfteren nachgewiesen worden, daß vielen pelagischen Larven ein eigenes, von der definitiven Form getrenntes Nervensystem zukommt. Es ist nun von hohem Interesse festzustellen, ob man auch bei der Synapta einen Unterschied zwischen einem speziellen larvalen und definitiven Nervensystem zu machen hat.

Ich hatte gezeigt, wie bei Beginn der Metamorphose die beiden Seitenleisten unter Vermehrung ihrer Zellkerne sich dem Munde nähern und beiderseits die beschriebenen halbmondförmigen Zellkomplexe bilden. Diese senken sich dann ein, lassen nach ihrer Verschmelzung zum Ringnerv die Tentakel- und Radiärnervanlagen hervorsprossen, bilden die Neuralkanäle und erzeugen schließlich die eigentliche Fasersubstanz.

Damit ist dann in der Hauptsache das definitive Nervensystem der Synapta gebildet. Nun stellen aber jene beiden Seitenleisten allein nicht das ganze Nervensystem der Aurikularia dar. Es gehören noch Nervenfasern dazu, die im Innern der Seitenleisten in der Längsrichtung verstreichen, sowie Fasern, die von den beiden Enden und dem Scheitel jeder der stumpfwinkligen Nervenleisten ausgehen. Alle diese Fasern werden nun beim Beginn der Metamorphose zerstört. Ausschließlich aus den Zellen der Seitenleisten entsteht das Nervensystem der Synapta. Wir müssen daher annehmen, daß der Aurikularia ein spezielles Nerven-

system zukommt, das nicht vollständig in das definitive Tier übernommen wird. Das definitive Nervensystem bildet sich durch Umbildung der Zellelemente des Nervensystems der Aurikularia, während die ursprünglichen Nervenfasern vernichtet werden. Wir haben also hier den Fall, daß ein Organ des ausgewachsenen Tieres durch Metaplasie aus einem Teile des larvalen Analogons hervorgeht.

Von entodermalen Organen erfährt nur der Mitteldarm der Larve Umbildung insofern, als sein Zellmaterial sich teils zum Magen-, teils zum Dünndarmepithel der Synapta umdifferenziert. Diese Umbildung der Gewebe spielt also in der Entwicklung der Synapta eine große Rolle und ist an Organen ektodermalen und entodermalen Ursprungs nachzuweisen. Nur die mesodermalen Anlagen — Hydro- und Enterocölien — entwickeln sich ausschließlich auf orthoplastischem Wege weiter.

Die Neuralkanäle.

Ein Punkt, der schon lange ein Gegenstand der Kontroverse der Zoologen war, ist die Frage, ob den Holothurien Epineuralkanäle zukommen oder nicht. Für und wider ist über diese Frage geschrieben und immer noch nicht ist eine Einigung erzielt. So werden denn, wie ich glaube, diese Zeilen zur Klärung der Sache etwas beitragen. Da durch die Untersuchungen von LUDWIG und BARTHELS, und neuerdings von BECHER das Vorhandensein von Epineuralkanälen für die Synaptiden unzweifelhaft festgestellt ist, handelt es sich nur darum, ob sie normale Gebilde darstellen, und welcher Funktion sie dienen. Bevor ich diese Fragen beantworte, möchte ich darauf hinweisen, daß, wenn man meine Befunde an Synapta digitata verallgemeinert, die Epineuralkanäle als solche, d. h. als Kanäle, die „über“ dem Nerv (durch Abheben des Bindegewebes) sich bilden, nicht existieren. Vielmehr entstehen sie stets in der Nervenanlage, also als Neuralkanäle. Die Frage, ob sie normale Gebilde darstellen, ist nach der Regelmäßigkeit ihrer Entstehung zu bejahen. Ich halte sie für vollkommen normale Gebilde. Die Kanäle erstrecken sich nicht nur an kleinen Teilstrecken der Nerven entlang, sondern laufen längs der gesamten Oberfläche von Radial-, Tentakel- und Ringnerv. Wenn sie am ausgebildeten Tier nicht überall nachzuweisen sind, so ist das — gute Konservierung vorausgesetzt — entweder durch den Kontraktionszustand des Tieres, oder vielleicht auch durch spätere Rückbildung zu erklären.

Der Zweck des Hohlraumes ist der, der Nervenmasse Gelegenheit zu geben, sich bei Kontraktionen des Tieres zu verdicken. Denn wenn die Leibeswand und damit auch der Nerv sich zusammenziehen und ihre Längsausdehnung verkürzen, müssen sie, da ja das Volumen dasselbe bleibt, ihren Querschnitt vergrößern. Um nun zu ermöglichen, daß der Nerv sich verdickt, ohne durch benachbarte Gewebe beengt oder gequetscht zu werden, war es für das Nervensystem von Vorteil, in seinem Innern einen solchen Raum zu schaffen, da dann die Zellschicht, die ihn nach außen abschloß, das Lumen des Raumes durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Druckwirkungen von außen offen halten konnte. Dieser Widerstand wurde durch Umwandlung der immerhin noch verhältnismäßig nachgiebigen plasmatischen Zellschicht in eine festere, elastische Membran erhöht, so daß die Wahrscheinlichkeit, der Nerv könne bei einer vorübergehenden zwangsweisen Änderung seiner Form infolge Mangels an Raum zum Ausbreiten einen Schaden erleiden, auf ein Minimum herabgesetzt wurde. Da nun die Fähigkeit, sich zusammenzuziehen, eine allgemeine Eigenschaft der Holuthurien ist, so müßten bei allen Jugendformen solche Kanäle angelegt werden. In der Tat sind auch ähnliche Hohlräume bei verschiedenen Holothurien beschrieben worden. Was zunächst die Paraktinopoden betrifft, so liegen von Ludwig[1]) Beobachtungen an der Chiridota rotifera vor. Er schreibt:

„Nach außen von dem Nervenring und dem Anfangsteil der radiären Nerven befindet sich ein eigentümlicher Raum, der besonders zwischen zwei Tentakeln eine beträchtliche Ausdehnung gewinnt, indem er hier den ganzen sich bis zur halben Höhe der Tentakeln erhebenden Hautwulst ausfüllt. Er beherbergt einige, an meinen Präparaten nur undeutlich erkennbare, zellige Elemente, die durchaus den Mesodermzellen anderer Körperstellen gleichen.“

Bei der Beschreibung der Entwicklung der Synapta vivipara von Clark findet sich leider keine Mitteilung über ein solches Hohlraumsystem.

Ferner verdanken wir Ludwig noch eine Mitteilung betreffs solcher Kanäle bei den Aktinopoden, nämlich bei Cucumaria planci[2]):

„Indessen grenzt die Außenfläche des Ringnerven und der Radialnerven nicht unmittelbar an dieses Mesenchym, sondern ist

1) Ludwig 1881.
2) Ludwig 1891, Bd. X, p. 10.

davon durch einen Spaltraum getrennt, welcher sich durch das ganze spätere Leben am Ringnerv als Epineuralring und an den Radiärnerven als Epineuralkanal erhält. Von Anfang an stehen Epineuralring und Epineuralkanäle mit einander in offenem Zusammenhang."

Fassen wir diese Berichte zusammen, so ergibt sich bestimmt, daß bei den Holothurien im Verlauf der Ontogonie ein zu dem Nervensystem gehöriges Kanalsystem nachzuweisen ist. Es handelt sich nur um die Frage, ob diese Kanäle an oder in dem Nervensystem entstehen. Oder anders gesagt: handelt es sich um einen Canalis epineuralis oder um einen Canalis neuralis.

Was die Neuralkanäle der Chiridota anbetrifft, bin ich der Überzeugung, daß sie ebenso entstehen, wie bei Synapta digitata. nämlich als Schizocöle im Nervensystem. Die Entwicklung der Synaptiden bietet soviel Übereinstimmungen, daß ich nicht einsehe, warum gerade in diesem Punkt eine Verschiedenheit herrschen soll.

Weniger sicher bin ich bei Cucumaria. Es ist möglich, daß LUDWIG die Zellschicht, die den Neuralkanal von dem Mesenchym trennt, übersehen hat. Bereits am Tönnchen ist die trennende Zellschicht nur als Membran nachzuweisen. LUDWIG gibt nicht an, in welchen Zeiträumen die Larven der Cucumaria konserviert wurden, und so erscheint es mir wahrscheinlich, daß er Stadien, die gerade im Begriff waren, den Neuralkanal zu bilden, nicht hat untersuchen können. Mir selbst ist die Entstehung der Kanäle im Nervensystem erst klar geworden, nachdem ich die entsprechenden Jungendstadien untersucht hatte. Vielleicht stellt sich bei nochmaliger Untersuchung heraus, daß die Epineuralkanäle der Aktinopoden eigentlich Neuralkanäle sind.

Die Radiärgefäße.

Die Neuralkanäle der Synapta sind am Tönnchen schon von BURY gesehen, aber falsch gedeutet worden, wie man sich leicht durch Vergleich der Abbildungen von BURY und mir überzeugen kann. BURY hat, wie alle Autoren vor ihm, die Neuralkanäle für die Radiärkanäle des Hydrocöls gehalten. So ist es gekommen, daß sich bis heute die Ansicht halten konnte, die Radiärgefäße der Synapta würden während der Entwicklung bis zum After hin als deutlich sichtbare Kanäle angelegt. In dieser Arbeit habe ich gezeigt, daß die Radiärgefäße der Synapta digitata in derselben Art und Weise angelegt werden wie diejenigen

der Synapta vivipara. Nur bis zum Kalkring erstreckt sich das Lumen der Radiärkanäle. Von da an sind sie nur als einfache Zellstränge, die sich bis zum After hinziehen, nachzuweisen. Diese Tatsache ist Beweis dafür, daß die Radiärgefäße der Synaptiden sich früher durch den ganzen Körper erstreckt haben. Daß sie größtenteils nur als einfache, rudimentäre Zellstränge angelegt werden, kann man damit erklären, daß die Synaptiden seit ihrer frühzeitigen Trennung vom Holothurienstamm ihre eigenen Wege gegangen sind, so daß wir in ihnen eine der ältesten, aber auch am meisten veränderten Holothuriengruppe vor uns haben. Denn nur bei den Synaptiden finden wir die Radiärgefäße so auffallend rückgebildet. Auch am ausgewachsenen Tier sind, wie ich mich an Schnitten überzeugen konnte, die rudimentären Radiärgefäße nachzuweisen. Sie bilden auf der Innenseite der Nerven eine Zellschicht mit wenigen Muskelfasern, die den Nerv auf seiner ganzen Länge begleiten. Auch bei der zuletzt untersuchten Holothurie, bei Rhabdomolgus ruber, hat Becher diese Rudimente aufgefunden.

Kiemenrudiment und Phylogonie.

Ein Organ, dessen Dasein man aus theoretischen Gründen bis jetzt vermutet, aber vergeblich gesucht hatte, ist jene kleine Ausbuchtung am Enddarm des Tönnchens, die ich als den Rest einer Kieme ansehe. Der Nachweis dieses Kiemenrudimentes ist von hoher Wichtigkeit für die Verwandtschaftsverhältnisse der Aktinopoden und Paraktinopoden. Ludwig betrachtet nämlich die Synaptiden als eine Gruppe, sie sich am frühesten von der Urform der Holothurien abgespaltet und im Laufe dieser Zeit ihre Radiärgefäße und Kiemenbäume eingebüßt hat. Diese Organe müssen also, wenn nicht am erwachsenen Tier, so doch wenigstens in der Entwicklungsgeschichte nachzuweisen sein. Daß betreffs der Radiärgefäße Ludwigs Hypothese stimmt, ist anatomisch von ihm selbst und Barthels, sowie von Becher, entwicklungsgeschichtlich von Semon, Clark, Becher und mir erwiesen. Desgleichen ist durch Auffindung der rudimentären Ausstülpung am Enddarm nunmehr der Beweis erbracht, daß tatsächlich die Synaptiden früher Kiemenbäume besessen haben.

Daß die Kieme nur als eine sehr kleine Ausstülpung zu erkennen ist, ist durch das hohe Alter der Synaptiden und ihre außerordentlich weit vorgeschrittene Rückbildung zu erklären. Die Kiemenbäume der Aspido- und Dendrochiroten sind also

nicht durch Konvergenz entstanden; sie stellen vielmehr ein Organ der Urform der Holothurien dar, das bei den Paraktinopoden überhaupt nicht, bei den Aktinopoden nur in den Gruppen der Aspido- und Dendrochiroten sich erhalten hat. Um altbekannte Tatsachen zu wiederholen erinnere ich daran, daß der im Jugendstadium dreifach gefaltete Darm der Synaptiden (Syn. dig. und vivip., Chiridota rotifera, Rhabdomolgus ruber), die Reihenfolge des Auftretens der weiteren Tentakel (Syn. vivip., Chiridota, Rhabdomolgus) auf eine Verwandtschaft mit den Aktinopoden hinweist, bei denen in allen diesen Dingen vollkommene Übereinstimmung mit den Paraktinopoden herrscht. Jedenfalls halte ich die Ludwigsche Theorie für erwiesen, daß die Paraktinopoden sich von der mit den Aktinopoden gemeinsamen Urform abgetrennt und selbständig weiter entwickelt haben. Das diese Urform den dreifach gefalteten Darm, Radiärgefäße und Kiemenbäume besaß, ist durch die Entwicklungsgeschichte vollkommen erwiesen. Auch die französischen Forscher Cuénot, Delage und Hérouard dürften nunmehr ihre Bedenken aufgeben.

Verhältnis der Ontogonie der Synapta zur Phylogonie.

In der zoologischen Literatur findet sich nur eine Mitteilung, daß bei einer Holothurienlarve die Anlage eines Kiemenbaumes auftritt. Diese Angabe ist in der Beschreibung der Auricularia nudibranchiata von Chun enthalten. Bei dieser Larve befindet sich am Enddarm ein mächtiger Blindsack, den Chun für die Anlage einer Kieme ansieht. Es ist nur merkwürdig, daß bei der Auricularia nudibranchiata der Kiemenblindsack schon im Stadium der Dipleurula, also an der bilateral-symmetrischen Larve gebildet wird, während er eigentlich erst im radiären Stadium, wie bei Synapta digitata auftreten dürfte. Denn die Kiemen sind eine eigentümliche Errungenschaft der Holothurien und erst mit Einführung der radiären Symmetrie erworben. Der Blindsack der Auricularia nudibranchiata verhält sich daher ebenso, wie das Hydrocöl der übrigen Echinodermen, das ja auch schon im bilateralsymmetrischen Larvenstadium die radiäre Gliederung zeigt. Wenn nun auch die Kiemenanlage der Synapta digitata im radiären Stadium auftritt, so ist doch immerhin auffallend, daß sie zu einer Zeit entsteht, wo der After geschlossen ist. Da die Kiemen der Holothurien natürlich nur dann Zweck haben, wenn sie durch den After das nötige Atemwasser beziehen können, so muß hier eine zeitliche Verschiebung stattgefunden haben.

Mit einigen anderen Organen verhält es sich ebenso. Ich hatte gezeigt, daß dem Schlundsinus, der sich durch Abschnüren von dem linken Enterocöl bildet, eine Ausbuchtung der rechten Cölomtasche entspricht. Die Anlage des Schlundsinus entsteht zu einer Zeit, zu der das rechte Cölom noch unverändert dem Mitteldarm als „laterale Scheibe" anliegt. Erst wenn der Schlundsinus seine Krümmung fast vollendet hat, bildet sich die entsprechende Ausbuchtung am rechten Cölom. Ferner wissen wir seit Joh. Müller, daß die zuerst am Hydrocöl auftretenden Ausbuchtungen zu den Tentakelgefäßen werden. Diese bleiben relativ lange — einige Tage hindurch — als alleinige Ausstülpungen am Hydrocöl sichtbar. Erst dann sprossen die Radiärgefäße hervor. Bei der Entstehung der radialen und interradialen Nerven besteht ein Zeitunterschied in der Ausdehnung, wie bei den radialen und interradialen Wassergefäßen, nicht. Wenn ich auch nicht bestimmt habe feststellen können, ob Radial- oder Tentakelnerven eher sprossen, so kann im äußersten Fall der Zeitunterschied nur ganz wenige Stunden zugunsten der Tentakelnerven betragen. Wenn also die Synapta die großen Züge der Stammesgeschichte deutlich in der Ontogonie erkennen läßt, so ist sie im Laufe der Stammesgeschichte doch soviel Einwirkungen ausgesetzt gewesen, daß die kurze Spanne der Entwicklung des Individuums unmöglich die vollkommen getreue Reihenfolge der Veränderungen aufweisen kann, wie sie in der Phylogonie aufgetreten sind. Die Entwicklungsgeschichte weist also geringe zeitliche Differenzen im Verhältnis zur Stammesgeschichte auf.

Die doppelten Cölome der Holothurien.

Bei Schilderung des Hydrocöls der Aurikularia hatte ich erklärt, daß ich der Ansicht von Bury, der in der Madreporenblase den Rest eines vorderen Enterocöls sehen will, nicht folgen kann. Ich stelle mich vielmehr auf den Standpunkt von Ludwig, nach dem die Madreporenblase eine sekundäre Ausbuchtung des Steinkanals ist. Wir sind nun aber durch die Forschungen von Bury, Metschnikoff, Mc Bride u. a. m. in der Lage, annehmen zu müssen, daß den Echinodermen zwei Paar von Enterocölien zukommen. Bei den Holothurien sollte nun nach Bury die Madreporenblase die Stelle eines solchen vorderen Enterocöls einnehmen. Obgleich ich nun diese Auffassung von Bury nicht teilen kann, da ich mich, wie mitgeteilt, von der Entstehung der Madreporenblase als einer sekundären Ausbuchtung am Steinkanal

überzeugen konnte, glaube ich doch zwei Organe gefunden zu haben, die man als vordere Enterocölien ansprechen kann. Es sind dies die Ausbuchtungen der beiden Cölomtaschen, deren linke sich zum Schlundsinus entwickelt, während die rechte rückgebildet wird. Diese beiden Anlagen sind ihrer Abstammung nach rein mesodermaler Natur. Außerdem besitzt die linke, sich allein weiter entwickelnde Ausbuchtung die bemerkenswerte Eigenschaft, Muskeln zu bilden: eine Eigenschaft, die allgemein für Cölomepithelien charakteristisch ist. Ich habe in der Literatur keine Nachweise gefunden, daß die Madreporenblase, die doch einem Enterocöl entsprechen soll, sich ähnlich gewebebildend verhält und dadurch ihren Charakter als Cölom beweist. Die Rückbildung der rechten Anlage wird durch die Stammesgeschichte erklärt. Müssen wir doch annehmen, daß die Echinodermen im Laufe ihrer Phylogonie sich mit der rechten Seite festsetzten und die Organe dieser Seite verkümmern ließen. Die Rückbildung der Ausbuchtung am rechten Cölom ist für diese Hypothese eine neue Stütze und zugleich ein weiteres Beispiel für die Bevorzugung der linken Körperhälfte bei den Echinodermen. Nur die Organe dieser Seite konnten sich entwickeln, da nur sie freie Beweglichkeit besaßen. Denn mit der rechten Seite hatten sich die Echinodermen der Unterseite angeheftet.

Wir können also annehmen, daß der Synapta zwei Paar von Enterocölien zukommen, von denen die hinteren die primären sind. Von den beiden vorderen ist das rechte im Laufe der Stammesgeschichte rückgebildet, das linke ist als Schlundsinus vorhanden. Vielleicht ist es später sogar möglich, Beziehungen zwischen den vorderen Enterocölien der Echinodermen und den Kragencölomen der nahe verwandten Enteropneusten aufzustellen.

Literaturverzeichnis.

1) Baur, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Syn. digitata. 1864.
2) Becher, S., Rhabdomolgus ruber Kfstn. und die Stammform der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1907, 88.
3) Bury, H., Studies in the Embryology of Echinoderms. Quart. Journ. Micr. Science 1889, 29.
4) Ders., The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. Micr. Sc. 1895, 38.
5) Chun, C., Auricularia nudibranchiata. Zoologica 1896, Heft 19.

6) Clark, H. L., Synapta vivipara. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. 1898, V.
7) Hamann, O., Beiträge zur Histologie der Echinodermen 1884, Heft 1: Die Holothurien.
8) Ludwig, H., Über eine lebendiggebärende Synaptide. Arch. de Biol. 1881, II.
9) Ders., Entwicklungsgeschichte von Asterina gibbosa. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1882, 37.
10) Ders., Die Echinodermen. 1889—92. II. Bd. 3. Abt. v. Brams Klass. und Ordn. des Tierreichs.
11) Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Sitzungsbericht der Kgl. Pr. Akad. d. Wiss., Berlin 1891, X u. XXXII.
12) Ludwig, H. u. Barthels, Ph., Zur Anatomie der Synapta. Zool. Anz. 1891.
13) Metschnikoff, E., Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. 1869.
14) Ders., Embryologische Mitteilungen über Echinodermen. Zool. Anz. 1884, 7, p. 43—47.
15) Mortensen, Th., Anatomie und Entwicklung von Cucum. glacialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1894, 57.
16) Ders., Die Echinodermenlarven der Planktonexpedition 1898.
17) Ders., Die Echinodermenlarven. Nordisches Plankton, Kiel 1901, Nr. 8.
18) Müller, Joh., Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abhandl. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 1850. 3. Abhandlung aus den Jahren 1849—50.
19) Ders., 1852. 4. Abhandl. aus den Jahren 1850—51.
20) Ders., Über den Bau der Echinodermen. 1854. Ibid. aus dem Jahre 1852.
21) Selenka, E., Zur Entwicklung der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1876, 18.
22) Ders., Die Keimblätter der Echinodermen (Studien über die Entwicklungsgeschichte der niederen Tiere, Heft 2, Wiesbaden 1883).
23) Semon, R., Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Mitteil. der zool. Station Neapel 7, 1887.
24) Ders., Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, 22.
25) Spengel, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel Bd. XVIII, 1893.
26) Woltereck, R., Wurm„kopf“, Wurm„rumpf“ und Trochophora. Zool. Anz. 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der Abkürzungen.

a Atrium.
aw adorale Wimperschnur.
c Cölom.
cep Cölomepithel.
cr Kalkring.
deg degenerierend — — —
dz Drüsenzelle.
ect Ektoderm.
ed Enddarm.
ep Epithel.
h Hydrocöl.
k Kern.
lm Längsmuskel.
lw longitudinale Wimperschnur.
m Magen.
md Mitteldarm.
mdbl Madreporenblase.
mes Mesenchym.
mt Mesenterium.
mn Mundschild.
na Nervenanlage des Übergangsstadiums.
nf Nervenfasern.
nk Neuralkanal.
oe Ösophagus.
ot Otocyste.
pb Polische Blase.
rdk Radiärkanal.
rdn Radiärnerv.
rk Ringkanal des Hydrocöls.
rm Ringmuskel.
rn Ringnerv.
rud rudimentär.
rz Reservezellen der Wimperschnur.
rzm Rückziehmuskeln des Enddarms.
ss Schlundsinus.
st Steinkanal.
t Tentakel.
tg Tentakelgefäß.
tn Tentakelnerv.
v Vakuole.
vd Vorderdarm.
wr Wimperreifen des Tönnchens.
wz Wimperzellen.

Tafelerklärungen.

Fig. 1—3 wurden mit SEIBERTS Mikroskop Obj. 5, Ok. 0 gezeichnet, Fig. 4—24 mit SEIBERT Immersion $^{1}/_{12}$" Ok. 0.

Fig. 1. Optischer Längsschnitt durch Übergangsstadium B.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein Tönnchen.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein älteres Tönnchen, an dem sich das Atrium ausgeglichen hat. Am Enddarm ist das Kiemenrudiment sichtbar.

Fig. 4. Längsschnitt: orale Partie des Radius eines Tönnchens. Im Vorderdarm degenerierende Stäbchen der adoralen Wimperschnur. Neuralkanal. Rudimentäres Radiärgefäß (einfache Zellschicht mit dünnen Längsmuskeln).

Fig. 5—11. Entwicklung der longitudinalen Wimperschnur (Querschnitte).

Fig. 5. Longitudinale Wimperschnur der Aurikularia. An der Außenseite die Wimperzellen mit dem Faserkomplex (Binnenfaser, Basalstäbchen, Endfasern, Wimpern). Tiefer liegend die Reservezellen *rz*.

Fig. 6. Wimperschnur von Übergangsstadium A mit degenerierendem Faserkomplex.

Fig. 7. Wimperschnur von Übergangsstadium B mit auswandernden Randzellen. Die degenerierten Fasern und Stäbchen liegen beiderseits neben dem sich neu bildenden Faserkomplex als Körnchen.

Fig. 8. Wimperreifen des Tönnchens, wird vom neugebildeten Epithel scheidenartig umhüllt. Von den Kernen ausgehend Binnenfasern, Basalstäbchen, Keulenstäbchen, Wimpern.

Fig. 9. Degenerierender Wimperreifen.

Fig. 10. Desgl., etwas älteres Stadium.

Fig. 11. Plattenepithel einer jungen Synapta.

Fig. 12. Längsschnitt durch die longitudinale Wimperschnur (vgl. Fig. 5).

Fig. 13. Längsschnitt durch den Vorderdarm mit adoraler Wimperschnur. Eine Reihe von Zellen. Von den Kernen gehen Binnenfasern, Basalstäbchen usw. aus (vgl. Fig. 5), Längs- und Ringmuskeln von Mesenchymzellen gebildet.

Fig. 14. Querschnitt durch den Vorderdarm. Die Zellen bilden abwechselnd Wülste und Rinnen.

Fig. 15. Querschnitt durch die adorale Wimperschnur (vgl. Fig. 13).

Fig. 16. Querschnitt durch die Nervenleiste der Aurikularia. Auf der Innenseite feine Fasern als Pünktchen sichtbar. Von den Kernen gehen kurze Fasern zu den Wimpern.

Fig. 17. Hydrocöl einer jungen Aurikularia mit zwei Tentakelanlagen, Steinkanal und Madreporenblase. Diesen anliegend Mesenchymzellen (Bildner der Madreporenplattte) mit Vakuolen.

Fig. 18. Querschnitt durch die orale Partie von Übergangsstadium A. Zeigt die Zellvermehrung der halbmondförmigen Nervenanlage (*na*) und des Mundschildes, sowie die Degeneration der Faserschichten der adoralen Wimperschnur.

Fig. 19*a*. Magenepithel der Aurikularia mit Plasmafortsätzen.

Fig. 19*b*. Magenepithel von Übergangsstadium A.

Fig. 20. Bildung einer Otocyste durch Ausstülpung der Cölomwand.

Fig. 21. Eben gebildete Otocyste der Cölomwand noch anliegend.

Fig. 22. Querschnitt durch den Radius eines Tönnchens. Radiärnerv mit Neuralkanal. Ferner sieht man die Zellschicht, welche das Rudiment des Radiärkanales darstellt, mit den quergeschnittenen Längsmuskeln.

Fig. 23. Magenepithel einer jungen Synapta mit Drüsenzellen. Am Ösophagus noch ein einfaches Zylinderepithel.

Fig. 24. Längsschnitt durch den oralen Teil des Radius einer jungen Synapta. Das Epithel hat sich abgeflacht. Der Neuralkanal durch eine Membran vom Mesenchym getrennt. Der Schlundsinus hat am Vorderdarm Ring- und Längsmuskeln abgeschieden. Die Zellen des Ösophagus sind von Vakuolen durchsetzt. Im Magenepithel sind die Drüsenzellen verschwunden.

Ant. Kampfe in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Mikroskopisches Drogenpraktikum. In Anlehnung an die 5. Ausgabe des deutschen Arzneibuches. Von **Wilhelm Benecke**, a. o. Professor an der Universität Berlin. Mit 102 vom Verfasser gezeichneten Abbildungen. 1912 Preis: 3 Mark, geb. 3 Mark 80 Pf.

Aus pharmazeutischer Unterrichtstätigkeit entstanden, verfolgt das vorliegende neue Praktikum ein durchaus praktisches Ziel: es gibt eine kurze und übersichtliche Darstellung der mikroskopischen Charaktere der wichtigsten Drogen in Wort und Bild, welche den Studenten orientieren soll über die mikroskopischen Merkmale der Drogen, zu deren genauerer Durcharbeitung die Zeit im Kolleg nicht reichte. Darüber hinaus wird es aber auch von Apothekern gewiß gern als ein Atlas zum deutschen Arzneibuch benutzt werden. Die Abbildungen hat der Verfasser sämtlich selbst nach der Natur gezeichnet.

Über Vererbung und Rassenhygiene. Von Dr. **Heinrich Bayer**, o. hon. Professor an der Kaiser Wilhelms-Universität Straßburg. Ein allgemein orientierender Vortrag. Mit 5 Tafeln und 2 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 2 Mark.

Dieser Vortrag, der im Straßburger medizinisch-naturwissenschaftlichen Verein gehalten worden ist, hat den Zweck einer Anregung und vorläufigen Einführung. Obschon er in erster Linie an die Adresse der Mediziner gerichtet ist, denen auch schon ein kurzer Einblick in die Erblichkeitsforschung theoretische Belehrung zu bieten und damit zugleich neue Horizonte für die Praxis zu eröffnen vermag, so sind die hier besprochenen Probleme von schlechthin allgemeinem Interesse. Besonders willkommen wird die kurze Fassung sein, die das Wesentliche rasch vermittelt: gewissermaßen, wie der Verfasser selbst sagt, eine Wegmarkierung durch das schwierige Gelände für diejenigen, welche durch die vielfach sich kreuzenden Fußspuren verwirrt, den Aufstieg leicht verfehlen könnten. Die weitesten Kreise dürfen ihr Interesse dieser Schrift entgegenbringen, deren Anschaulichkeit noch durch besonders instruktive Tafeln erhöht wird.

Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems. Ein Beitrag zur allgemeinen Physiologie der Entwicklung. Von Dr. **Alfred Greil**, a. o. Prof. der Anatomie a. d. Univ. Innsbruck. Erster Teil: **Prinzipien der Ontogenese und des biogenetischen Grundgesetzes.** (Erweiterter Sonderabdruck aus „Zoolog. Jahrbüchern", herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen. Bd. XXXI. Abt. für allg. Zool. und Physiol.) 1912. Preis: 10 Mark.

In dem vorliegenden Werk handelt es sich um eine Klärung von Kontroversen über allgemeine, prinzipielle, kardinale Fragen des Vererbungsproblems und um einen Kampf an der Seite Haeckelscher Lehren mit gegnerischen Ansichten, den der Verfasser der wissenschaftlichen Wahrheit schuldig zu sein glaubt. So leuchtet er in manchen versteckten Winkel des Problems hinein und macht die Schrift zu einer ganz aktuellen und dringlichen Angelegenheit für jeden Zoologen, Anatomen, Botaniker, Histologen und Embryologen. In klarer, faßlicher Darstellung behandelt er Prinzipien der Entwicklungs- und Vererbungslehre und die Methodik der Forschung.

Allgemeine Biologie. Von Prof. Dr. **Oscar Hertwig**, Geh. Rat, Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin. Vierte umgearbeitete und erweiterte Auflage. Mit 478 teils farbigen Abbild. im Text. 1912. Preis: 19 Mark 50 Pf., in Halbfranz geb. 22 Mark.

Die vierte Auflage hat wieder zahlreiche Veränderungen und neue Zusätze erfahren. Trotz Kürzungen des Textes an vielen Stellen hat daher der Umfang des Buches um fast 4 Druckbogen zugenommen, wie auch die Zahl der Textfiguren von 434 auf 478 gestiegen ist. Geleitet von dem Wunsche, das Gesamtbild der allgemeinen Biologie noch weiter als in den vorausgegangenen Auflagen abzurunden und zu vervollständigen, hat der Verfasser verschiedene Abschnitte, wie die Wirkungen der β- und γ-Strahlen auf pflanzliche und tierische Gewebe, namentlich auf Eier und Samenfäden, oder das Überleben der Gewebe und die durch amerikanische Forscher ausgearbeitete Deckglaskultur, ferner ein größeres Kapitel über die jetzt vielerörterte Frage der Geschlechtsbestimmung ganz neu aufgenommen. Um den zahlreichen Fortschritten der biologischen Forschung in den letzten Jahren Rechnung zu tragen, hat die Lehre von den Chondriosomen, von der Chemotherapie, von dem Dimorphismus der Samenfäden und von den Heterochromosomen, von den Pfropfbastarden, von den Hormonen, von den sekundären Geschlechtscharakteren, von der Vererbung erworbener Eigenschaften, namentlich im Hinblick auf die Experimente von Tower, eine entsprechende Neubearbeitung und Erweiterung erfahren.

Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

ACHTUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, EINUNDVIERZIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 11 TAFELN UND 72 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 24 MARK





JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 1. Oktober 1912.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Biomechanik und Biogenesis. Von Prof. Dr. **Moriz Benedikt.** Zweite ergänzte Ausgabe des Buches: Das biomechanische (neo-vitalistische) Denken in der Medizin und Biologie. 1912. Preis: 2 Mark.

Inhalt: Einleitung. I. Teil: Das biomechanische Denken in der Biologie. Die Biomechanik des Zellenlebens. — Die Fernwirkung der Zellen. — Die Fernwirkung mittels des Saftstromes. — Die Fernwirkung mit Hilfe des Nervensystems. — Die Nervenfernwirkung in der Biomechanik des Wachstums. — Die Throphoneurosen. — Die krankhafte Fernwirkung innerhalb des Zentralnervensystems. — Die Neuronenfrage. — Einige allgemeine Biomechanische Gesetze: Das Grundgesetz der Lebensäußerungen. Das biomechanische Minimalgesetz. Das biomechanische Luxusgesetz. — Biomechanik des Wachstums. — Die Biomechanik des Blutstroms. — Zur Biomechanik des Nerven-Muskelapparats. — Die Biomechanik der Fortpflanzung. — II. Teil: Die Naturgeschichte des Seelenlebens. Das Seelenleben. — Vom Bau des Gehirns und seiner Oberfläche. — Der geometrische Bau des Schädels und der Knochen. — Das richtige Sehen des verkehrten Netzhautbildes. — III. Teil: Biogenesis.

Als im Jahre 1902 die Schrift von Professor Benedikt über das biomechanische Denken erschien, erregte sie Aufsehen. Man wurde überrascht durch außerordentlich geistvolle und scharfsinnige Erörterungen, die in die Fragen vom Leben und von den Lebenserscheinungen in ganz eigenartiger Weise eindrangen. Die neue Auflage ist erweitert und wird in ihren bedeutungsvollen neuen Teilen (über das Seelenleben und über Biogenesis) noch mehr Aufsehen erregen. Für Philosophen und Psychologen, für Biologen und Geologen, für Theologen und Lehrer wird die Schrift eine Fülle von erkenntniskritischer Anregung bieten.

Das Problem der Funktionen des Nervensystems. Von **S. Baglioni,** Rom. (Sonderabdruck aus der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift", herausgeg. von Prof. Dr. H. Potonié und Prof. Dr. F. Koerber. N. F. XI. Bd.) 1912. Preis: 1 Mark.

Eine so schwierige Frage wie die von den Funktionen des Nervensystems von einem sachkundigen Verfasser klar dargestellt zu sehen, wird weite Kreise der Biologen fessel· Da das Problem seiner Lösung noch harrt, so handelt es sich hier um einen orientier Überblick, der um so wichtiger ist, als gerade hier durch die Fortschritte der F die Zahl der Streitfragen gewachsen ist. Der Vortrag wurde gehalten auf d sammlung der Società Italiana per il Progresso della Science.

Kausale und konditionale Weltanschauung. Von **Max Verworn,** Bonn. 1912. Preis: 1 Mark.

Vorwort: Der hier im Druck vorliegende Vortrag wurde zuerst am 21. Mai 1912 bei der Begründung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der freien Studentenschaft in Bonn gehalten und am 13. Juni in der Sitzung des Ärztevereins von Bonn und Umgegend mit einigen Erweiterungen wiederholt. Es war meine Absicht, die konditionale Betrachtungsweise der Dinge, die ich seit einer Reihe von Jahren bei verschiedenen Gelegenheiten zum Ausdruck gebracht habe, und deren Wert für die Behandlung der Probleme aller wissenschaftlichen Forschung allmählich immer schärfer hervorgetreten ist, einmal für sich besonders zu erörtern und zusammenfassend darzustellen, um vor allen Dingen an einer Reihe von fundamentalen Problemen der Weltanschauung zu zeigen, wie der Konditionismus, weit entfernt eine bloß äußerliche Darstellungsform zu sein, das gesamte Weltbild in tief eingreifender Weise bestimmt. Möchte der Vortrag, den ich hiermit einem größeren Kreise zugänglich mache, dazu beitragen, der konditionalen Weltbetrachtung zu den Anhängern, die sie sich auf verschiedenen Gebieten bereits erworben hat, neue Freunde zu gewinnen! M. Verworn.

Studien an intracellularen Symbionten. Von Dr. phil. **Paul Buchner,** Privatdozent an der Universität München. **I. Die intracellularen Symbionten der Hemipteren.** Mit 12 Tafeln und 29 Abbildungen im Text. (Sonderabdruck aus „Archiv für Protistenkunde, begründet von Fritz Schaudinn, herausgegeben von Dr. M. Hartmann und Dr. S. von Prowazek. XXVI. Band.) 1912. Preis: 18 Mark.

Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems. Grundzüge der allgemeinen Morphobiologie und Entwicklungsdynamik. Von Dr. **Alfred Greil,** a. o. Prof. der Anatomie an der Universität Innsbruck. Zweiter Teil: **Anpassung und Variabilität, Ererbung und Erwerbung, Geschlechtsbestimmung.** Entwicklungs- und Vererbungstheorien. 1912. Preis: 10 Mark.

Schlafende Insekten.

Von

Karl Fiebrig, San Bernardino, Paraguay.

Mit 50 Figuren im Text.

Die verschiedenartigen Muskelbewegungen, seien es solche, die zu Ortsveränderungen führen oder nur zu einer Lageveränderung der verschiedenen Körperteile zu einander, beeinflussen in hohem Grade die Gestalt eines Tieres. Die Muskeln sind im Verein mit den Gliedmaßen — nach dem Knochengerüst des hochorganisierten Tieres — die wichtigsten Gestalter und Bildner welche auch innerhalb einer Tierart bei dem Individualisieren morphologisch oft hervorragend beteiligt sind und bei den mannigfachen Umformungen und Umlagerungen der Körperteile zu einander, die wir als Stellung, Haltung, Lage usw. zu bezeichnen pflegen, die Hauptrolle spielen. Welch ein Unterschied zwischen einem toten Organismus, z. B. einem verendeten Pferde, in dem die Muskeltätigkeit für immer ausgeschaltet und die Gliedmaßen starr sind, und einem wild dahinrasenden Rennpferde, dessen Muskeln (und natürlich auch Nerven usw.) aufs höchste angespannt sind in allen Körperteilen. Und als Zwischenglied die Gestalt eines schlafenden Menschen, eines ruhenden Pferdes, Rindes, Hundes oder auch einer Katze in Lagen, welche häufig dem starren Tode ähneln.

Neben den Stellungen, die in schnellem Wechsel von den zu einem Ortswechsel führenden Muskel- und Gliedmaßenbewegungen begleitet sind, bei einem kriechenden, gehenden, laufenden, springenden, kletternden, schwimmenden, fliegenden Tiere, bei dem die Gliedmaßenbewegungen bzw. ihre Muskeln zu systematischer Arbeit herangezogen werden, und der schlafenden Stellung, welche die Muskeltätigkeit mehr oder weniger vollständig ausschaltet, hat jedes Tier eine oder mehrere Formen von („Ruhe- oder gewöhnlichen“) Stellungen (Gliedmaßen- bzw. Muskelhaltungen), die

für die betreffende Art charakteristisch sind. Es dürfte dies in der Regel diejenige Lage des Körpers sein (im Verhältnis zu seinen Gliedern), bei der das Schwergewicht des ersteren in möglichst senkrechter und kürzester Linie auf der Unterlage ruht: Der Mensch „steht" mit gestreckten Beinen. Bei dem Hunde ist das Stehen schon weniger als die typische (Ruhe-)Stellung aufzufassen, diese ist, wie auch bei den Raubtieren, mehr eine sitzende oder liegende. Bei vielen Affen, namentlich bei den anthropomorphen, finden wir — wie ja auch beim Menschen — eine sitzende Haltung bzw. Stellung, wobei aber oft noch die Vordergliedmaßen (Handknöchel) eine stützende Funktion übernehmen müssen. Bei vielen Tieren würde es nötig sein, mehrere Formen von Stellungen als deren typische „Stellungen" zu bezeichnen, und häufig wird es schwer fallen, zwischen einer gewöhnlichen Ruhestellung und der völligen Ruhelage oder Schlafstellung zu unterscheiden.

Wir wollen uns aber nicht länger aufhalten mit den zahllosen recht lehrreichen Arten der Stellungen; wir wollen nur noch die Gestalt einiger schlafender Tiere in Gedanken Revue passieren lassen. Einer wie großen Mannigfaltigkeit von Schlafstellungen begegnen wir da. Vom zusammengerollten Hunde zum Kamele mit weit vorwärts gestrecktem Halse und mit unter den Leib geklappten Beinen; von der in ihren „Mantel" gehüllten Fledermaus (eine paraguayische Chiroptere bereitet sich aus einem großen Blatte [Philodendron] mit zielbewußter Fertigkeit eine gegen Regen und Wind und viele Feinde gesicherte schützende Ruhestätte) zu dem kugelartig zusammengekauerten Igel, der ebenso wie das südamerikanische Stachelschwein auch für den Schlaf — nicht nur für den „Winterschlaf" — die Spezialschutzvorrichtung der Stachelwehr trägt oder dem in ähnlicher Weise geschützten und schlafenden Gürteltier (Dasypus); vom Huhne und der Taube, die den Kopf nach rückwärts zwischen das Gefieder zu stecken pflegen, zu dem auf einem Bein schlafenden Storch und einigen südamerikanischen Reihern, welche den Kopf nebst dem langen Schnabel gerade in die Höhe strecken, so daß sie aus der Ferne mit dem vom Fuß bis zur Schnabelspitze eine fast gerade Linie bildenden Körper nicht viel anders als ein lebloser Gegenstand, etwa wie ein Baumstumpf aussehen, bis zu jener baumrindenartig gefärbten südamerikanischen Caprimulgide Nyctibius jamaicensis griseus, welche beim Schlafen eine gestreckte steife, Positur einnimmt (bei Tage), in

welcher Stellung sie auf einem Zweige sitzend, nicht anders als ein abgebrochener Aststumpf aussieht.

Man sieht, wie alle diese Tiere ihre typischen Schlafstellungen haben und wie man meist in der Lage ist, aus der Art der Stellung auf den Zustand des Schlafes zu schließen, d. h. daß man häufig (nicht immer!) aus der Stellung ersieht, ob das Tier schläft oder zum mindesten in einem schlafähnlichen Zustande sich befindet.

Ich halte mich für berechtigt anzunehmen — das möchte ich hier gleich als Erklärung meiner dies betreffenden Auffassung beifügen —, daß die mit dem Begriffe „Schlaf" bezeichneten Erscheinungen keineswegs so scharf begrenzt sein dürften, daß es nicht erlaubt wäre (wie auf anderen Gebieten), Übergangs- und Anfangsstadien und erste Stufen, welche schließlich zur Ausbildung des echten Schlafes des höheren Wirbeltieres geführt haben mögen, zu suchen und gewisse Zustände bei niedriger stehenden Organismen zu den schlafähnlichen oder schlafartigen Erscheinungen zu rechnen, auf die wir zunächst nur durch die Stellung des betreffenden Tieres, durch seine eigenartige regungslose Stellung aufmerksam geworden waren, die aber bei näherer Untersuchung auch die für den Begriff Schlaf wesentlichen Charakteristika aufweisen.

Unsere Beobachtungen werden uns lehren, daß nicht allein die Wirbeltiere „schlafen", sondern daß es auch unter den eines Knochengerüstes entbehrenden Tieren anscheinend „ruhebedürftige Seelen" gibt, ja wir werden auffallenderweise auch unter den Tieren, bei denen das Atmungs- und namentlich das Zirkulationssystem noch sehr primitiv organisiert und das Nervensystem im wesentlichen noch relativ wenig entwickelt ist, nämlich bei den Insekten, eigenartigen Erscheinungen begegnen, die wir nicht anders als zu der Kategorie der Schlafzustände gehörend, zu bezeichnen vermögen.

Solche Beobachtungen und Betrachtungen über schlafähnliche Erscheinungen bei den Insekten, welche meist von eigenartigen „Schlafstellungen" begleitet sind, sollen im folgenden behandelt werden. Sie sind, obwohl auf mehrjährige Beobachtungen gestützt, noch fragmentarisch, jedoch vielleicht geeignet, als Anregung zu dienen zu eingehenderen Forschungen mit mehr experimenteller Basis.

Vor Jahren fand ich an einem Morgen in Paraguay, an einem trockenen freistehenden Unkrautstengel, einen Haufen schwarzer Tetrapaedien, wohl 30—40 Individuen, dicht beieinander, regungslos und so wenig empfindlich, daß ich den Zweig behutsam abbrechen konnte, ohne daß die Bienen davongeflogen wären; erst nach einigen Minuten, während ich den abgebrochenen Zweig umhertrug, und inzwischen die Sonne über dem Horizont erschienen war, flogen die Tierchen davon. Kurze Zeit darauf konnte ich eine ähnliche Beobachtung machen, und von nun an unterließ ich es nicht, auf derartige Erscheinungen ganz besonders zu achten, so daß sich mir im Laufe der Jahre Gelegenheit bot, mehr als hundert Mal Insekten unter ähnlichen Umständen zu beobachten.

Hatte ich bei den ersten derartigen Funden (bei denen ich die beteiligten Immen irrtümlich für soziale Bienen [Trigona] hielt), zunächst an Erscheinungen gedacht, die in irgend einem Zusammenhang stehen mit dem, bei den sozialen Insekten vorkommenden Schwärmen, oder mit einer Hochzeitsflug ähnlichen Erscheinung, so machten Beobachtungen, bei denen es sich um solitäre Bienen und Wespen und andere Insekten handelte, eine anderweitige Erklärung notwendig.

Zweierlei wiederholte sich bei jedem derartigen Funde: der Körper des Insektes befand sich in einer relativ regungslosen, oft auffallenden Stellung und die Zeit, zu der ich Insekten in derartigen Stellungen beobachtete, war, mit seltenen Ausnahmen, die gleiche, entweder am frühen Morgen oder am Abend; zwei Momente, die für den Begriff „Schlaf" bzw. für über Nacht im Schlafzustande befindliche Organismen typisch zu sein pflegen. Allein, während wir beim schlafenden Wirbeltiere ein allgemeines Ausruhen der Muskeln und ein Schlaffsein der Gliedmaßen wahrnehmen, befanden sich die von mir beobachteten Insekten häufig in Stellungen, in denen die Muskeln, namentlich gewisser Körperteile, in einem permanenten Starrzustande zu beharren schienen. Besonders häufig und auffallend waren solche Stellungen, bei denen sich die Tierchen festgebissen[1]) hatten an einem

---

1) Durch Vermittelung von Herrn K. Schrottky, des hervorragenden Kenners der südamerikanischen Hymenopteren, sind mir einige Autoren genannt worden, welche solche „angebissene" Bienen erwähnen, so Prof. H. v. Jhering und H. Friese (Zool. Jahrb., Syst. u. Biol., Bd. III, p. 854; Bd. IV, p. 775/76), doch habe ich von diesen Mitteilungen keine Einsicht nehmen können. Schrottky

Halm, Stengel oder dgl., während die Beine dem Körper anlagen oder, mehr oder weniger gestreckt, frei waren und auf diese Weise der Körper, der jeglicher Unterlage oder eines Stützpunktes entbehrte, allein durch die in den Stengel gegrabenen Mandibeln in einer freien, schwebenden Position gehalten wurde. Nicht selten traten zu diesen, von der normalen Ruhelage total abweichenden Stellung noch eigenartige Lageverschiebungen des Gesamtkörpers, so upside-down-Lagen usw. — Wir haben es hier, wie wir sahen, vornehmlich mit Zuständen kataleptischen Charakters zu tun, wenigstens sind es diese von dem normalen Zustand abweichenden äußeren Merkzeichen, welche unsere Aufmerksamkeit am stärksten in Anspruch nehmen und in erster Linie den Anlaß geben, uns eingehender mit dem Wesen dieser eigenartigen Erscheinungen zu befassen, Erscheinungen, die ich — wie oben angedeutet — nur in der Kategorie der Schlaferscheinungen unterzubringen vermag.

In der beigegebenen Tabelle (p. 355) habe ich den Versuch gemacht, den größten Teil aller der Fälle, in denen ich Insekten in derartigen schlafähnlichen Stellungen begegnet bin, aufzuzählen, — freilich fast ausschließlich nur diejenigen, welche durch die exzeptionellen Stellungen besonders gekennzeichnet waren — und die einzelnen Insektenarten nach Art und Form dieser Stellungen zu verteilen. Wir finden hier die verschiedenartigsten Stellungen von einer, von der gewöhnlichen Ruhelage nur wenig abweichenden Schlafstellung bis zu den extremsten Starrstellungen, welche den Beobachter in hohem Grade überraschen.

Ganz besonders sind die Hymenopteren durch solche äußeren Merkmale, durch auffallende Starrstellungen ausgezeichnet, und der weitaus größte Teil der von mir beobachteten Fälle von schlafenden Insekten, soweit ich sie in der Tabelle anführe, betrifft Arten aus der Ordnung der Hymenopteren. Ich werde

---

bestätigte einige meiner Beobachtungen, ebenso der die Tierwelt Paraguays seit vielen Jahren studierende, ausgezeichnete Beobachter Herr WINKELRIED BERTONI; doch haben diese Autoren — nur Männchen „angebissen" gefunden und zwar ausschließlich Tetrapaedien, wenn ich nicht irre. — Andere Daten über dieses Thema habe ich nicht, und ich weiß nicht, ob und wie weit ein derartiges Thema schon behandelt worden ist. Herrn SCHROTTKY bin ich zu großem Danke verpflichtet für die Bestimmung eines großen Teiles der schlafenden Hymenopteren; einige dieser Schläfer wurden mir von Herrn JUAN BRÈTHES-Buenos Aires bestimmt, dem ich hiermit gleichfalls danke.

daher im Folgenden zunächst nur die bei den Hymenopteren beobachteten Schlaferscheinungen besprechen.

Bei der typischen Schlafstellung der Hymenopteren pflegen die Tiere sich festgebissen zu haben an irgend einem, meist dünnen Pflanzenstengel oder dgl.; die Mandibeln befinden sich eingegraben in das Stützobjekt, bzw. umklammern sie dasselbe, regungslos und während der ganzen Dauer des lethargischen Zustandes in unveränderter Lage, etwa derjenigen entsprechend, welche die Mandibeln im Wachzustande des Insektes beim Festhalten eines Objektes (z. B. Atta den abgeschnittenen Blattteil) einzunehmen pflegen; Flügel und Beine usw. zeigen gleichzeitig in dieser „Mandibularstarre“ die verschiedenartigsten Stellungen.

Bei der einfachsten, mit der Mandibularstarre verbundenen Form der Schlafstellung ist die Lage der Gliedmaßen und des Leibes wie in der gewöhnlichen Ruhestellung, d. h. die Beine sitzen auf der Unterlage, die Flügel bedecken das gerade nach hinten gerichtete Abdomen.

Ein weiteres Moment in der Bildung besonders auffallender Formen der typischen Schlafstellungen zeigt die Außerdienststetzung eines oder mehrerer, meist aller drei Beinpaare, die in diesem Falle, statt der Unterlage aufzusitzen, ohne diese zu berühren, dem Körper anliegen oder auch mehr oder weniger gespreizt sind. In dieser Stellung (der „Vollstarre“) mit angezogenen oder freien Beinen wird das Tier einzig und allein durch die Mandibeln gehalten; das Insekt erscheint in seiner Gesamtheit meist als ein gerader steifer Körper, der kaum noch an ein lebendes Wesen erinnert. Erhöht wird dieser Eindruck wenn der starre Körper des Tieres — was fast immer der Fall ist — einen mehr oder weniger großen Winkel zu dem stützenden Gegenstand (Pflanzenstengel) bildet, namentlich in der wagrechten Lage bei senkrechter Stütze.

Ebenso wie alle Winkelgrade vorkommen zwischen dem starren Insektenkörper und seiner Stütze, so findet sich nicht selten der Fall, daß das Tier, wie bereits angeführt, die Dorsalseite nach unten (geotrop) kehrt, das Tier demnach gewissermaßen, um das Analogon bei den Säugetieren anzuführen, eine totenähnliche Stellung zeigt (Rückenlage). Seltener treten zu derartigen Starrlagen noch Verdrehungen oder Biegungen des Körpers selbst. In solch eigenartiger Stellung mit dem Rücken nach unten fand ich an einem frühen Vormittag in einer noch dunklen Waldschlucht eine Wespe, (Odynerus spec.; sie bildete mit dem

dünnen Stengel, an dessen Spitze sie sich mit den Mandibeln festhielt einen Winkel von ca. 60°, während das Abdomen zu dem übrigen Körper etwa rechtwinklig dorsal übergebogen war; die Schlafstarrstellung dieser Wespe gehört zu den absonderlichsten und interessantesten Stellungen, die mir zur Beobachtung kamen (Fig. 3).

Außer der für gewöhnlich aufsitzenden Stellung der Beine bei den anscheinend nur partiellen Starrhaltungen und den am Körper anliegenden Beinen in der Vollstarre finden wir die Beine der im Schlafzustande befindlichen Insekten in verschiedenen anderen Lagen. So waren diese Gehwerkzeuge häufig nur partiell angezogen, während ihre übrigen Glieder vom Körper abstanden, was ich namentlich bei dem buschig behaarten Tibien des hintersten Beinpaares der Tetrapaedien beobachten konnte, diese einfarbigen, dunkeln Bienchen machten auf diese Weise mit ihrem kurzen, gedrungenen Körper einen höchst eigenartigen, den Beschauer in hohem Grade verblüffenden Eindruck. Auch die Art des Aufsitzens der Beine wich in einigen Fällen von der gewöhnlichen Form ab. So umfaßten die Beine mehrfach den dünnen Stengel oder Halm, oder ihre Tarsen waren auf einen Punkt zusammengerückt, so besonders auf Stengelspitzen, wobei die Beine manchmal ziemlich gestreckt gehalten wurden.

Im Gegensatz zu den Beinen spielen anscheinend die Flügel eine untergeordnete Rolle bei den äußeren Merkmalen der Schlafstellung; sie sind in den weitaus häufigsten Fällen dem Körper aufliegend. Einen kataleptischen Zustand mit ausgebreiteten Flügeln beobachtete ich bei mehreren Arten Ichneumoniden, für die diese Form der Schlafstellung charakteristisch zu sein scheint. Sie hingen mit gestreckten Beinen zwischen zwei senkrechten Stengeln, die gerade so weit von einander entfernt waren, daß das Tier seine Tarsen aufsetzen konnte (7459)[1]; einmal war eine Ichneumonide in dieser Stellung gleichzeitig „festgebissen" und das Abdomen nach der entgegengesetzten Seite gebogen.

Die Haltung der Fühler der im Schlafzustand befindlichen Hymenopteren schien verschiedenartig zu sein und dabei eine untergeordnete Rolle zu spielen, beim Kopf wurde in den seltensten Fällen (Fig. 3) eine von der gewöhnlichen etwas abweichende Lage beobachtet. Die Stellung des Körpers zur Erdhorizontale,

1) Bei noch indeterminierten Arten führe ich die betreffende Nummer meiner Tagebuchnotiz an.

ebenso wie zu der Hauptrichtung des Stützobjektes selbst, war sehr verschieden, parallel, quer, diagonal, mit dem Kopf nach oben oder unten usw.

Besonders häufig fand ich die schlafenden Insekten an hervorspringenden Punkten, namentlich an den Spitzen dünner Zweige, an Grashalmen und dgl.; derartige Extremitäten scheinen die Stellung der Schläfer in einer bestimmten Richtung zu beeinflussen, denn diese trachten die Art ihrer Schlafpositur dem spitzen Stützobjekt anzupassen. So schließt das Körperende des schlafenden Tieres oft mit dem Ende (der Spitze) des Stengels ab, d. h. beide Extremitäten fallen zusammen oder aber das Insekt hat sich über die Spitze hinübergekrümmt oder zumindesten das Abdomen hinübergebogen. Zahlreich sind die Fälle, in denen der Körper des Tieres im lethargischen Zustande der äußersten Spitze des Stengels ansitzt und auf diese Weise eine Verlängerung des Stützobjektes über die Spitze hinaus bildet, wodurch es besonders erschwert wird, den regungslosen Tierkörper von dem leblosen Objekt (dem meist trocknen Stengel) zu unterscheiden. Sofern die schlafenden Tiere, wie dies die Regel zu sein schien, eine geradlinige Fortsetzung der Längsachse des Stengels bildeten, so standen sie häufig auf dem Kopfe, manchmal durch die auf der Spitze zusammengedrängten Füße, oft aber auch einzig und allein durch die Mandibeln mit dem stützenden Körper verbunden. Vielfach bildeten die starren, gestreckten Insektenkörper einen Winkel- meist einen rechten, mit der Zweigspitze, diese nur mit den Mandibeln berührend. Gewisse Insekten schienen, im Gegensatz zu jenen, die gerne eine Extremität als Schlafstätte wählen, die von Zweig und Stamm gebildeten Winkel zu bevorzugen, wo sie etwas geborgener sind, während eine ganze Reihe von Kerfen mit Vorliebe die — besonders trockene — Infloreszenz von Pflanzen gewisser Familien (Compositen, Labiaten), wo ihre Gegenwart leicht übersehen wird, für die Zeit des Schlafes aufsuchen und andere in den (größeren) Blüten (Ipomoea) selbst sich zu verstecken pflegen.

Über die Örtlichkeit, an denen ich schlafende Insekten beobachtete, wäre ferner das folgende zu sagen. Im allgemeinen scheinen sich die Insekten für die Nacht, d. h, zur Schlafzeit, einen freien Ort mit nicht dichter und nicht hoher Bewaldung, in der Regel mehr kampartige Örtlichkeiten auszusuchen. Am häufigsten fand ich die schlafenden Tiere an solchen Orten, die einst beackert und kultiviert waren (für welche die Paraguayer

praktischerweise den spezifischen Guaraniausdruck „Koquèré“ haben[1]) und jetzt mit allerhand niedrigem Gebüsch, Ruderalpflanzen und Gräsern bewachsen sind. Diese Koquèré sind überhaupt Lieblingsaufenthaltsplätze für Insekten aller Art, namentlich auch für die viel fliegenden (Hymenopteren und Dipteren), welche die Blüten der vielen Labiaten (Hyptis), Compositen (Eupatorium, Vernonia, Mikania usw.), Malven (Abutilon, Wissadula, Pavonia) besuchen und beleben. Aber man findet die Schläfer gelegentlich auch mitten im Walde. Bevorzugt werden anscheinend entlaubte trockne Pflanzen bzw. Pflanzenteile, so sieht man die Insekten besonders häufig an trocknen dünnen Stengeln schlafen, an dürren Grashalmen, an trocknen Infloreszenzen (Gräsern, Labiaten, Kompositen), in geringer Höhe — 20 bis 200 cm — über dem Boden (möglicherweise entgehen die an höheren Orten Schlafenden dem Beobachter).

Es ist wahrscheinlich, daß die Insekten sich in der Nähe der Orte, an denen sie der Nahrung nachgehen und wo sie sich tagsüber zu tummeln pflegen zur Ruhe begeben, in den meisten Fällen ohne vorangehende nähere Wahl in bezug auf den „Platz ihrer Lagerstätte“. Dagegen habe ich viele Fälle beobachtet, in denen die Insekten allabendlich zu einem bestimmten Orte zurückkehrten; das war auffallend aber auch einfacher zu kontrollieren, weil mehrere Individuen sich jede Nacht bzw. jeden Abend an ein und derselben Stelle und an dem gleichen Platze zum Schlafengehen einfanden. Bei diesen nächtlichen Zusammenkünften zwecks gemeinsamen Schlafes, bei denen es sich um eine oft recht bedeutende Individuenzahl — ich habe bis zu mehreren Hunderten bei einander gefunden — handelte, ist der enge Zusammenschluß die Regel. Meist sind es offenbar Individuen nur einer Art, die dicht aneinander gedrängt, einen Haufen bildend, in Morpheus Armen ruhen, manchmal findet man sie in überraschend regelmäßigen und gleichmäßigen Stellungen, z. B. alle nebeneinander auf einem dünnen Zweige, quer zu diesem

---

1) Koquèré = der Ort, an dem sich ehemals eine Pflanzung befand. Die Sprachen der Naturvölker haben oft kurze, treffende und bequeme Ausdrücke, für Begriffe, die wir nur mit einer Anzahl von Worten oder gar durch einen Satz wiederzugeben vermögen. Es wäre vielleicht wünschenswert, wenn sich in der Sprache der Wissenschaft solch passende und bequeme Worte, welche anderen Sprachen entlehnt sind, noch in größerer Zahl einbürgerten.

und sämtlich die Köpfe nach unten gewandt (Fig. 24). In dem eben angeführten Falle wurde auch das Anfliegen der sich zur Ruhe begebenden Bienen beobachtet: Am 16. September waren neun Tiere am Platze, am folgenden Tage war die Zahl größer, am 18. wurden bereits 27, am 19. über 30 Individuen am gleichen Platze beobachtet.

In mehreren derartigen Fällen konnte ich das Zusammenkommen einer großen Zahl von Immen während eines längeren Zeitraumes beobachten, so von Protodiscoelis Fiebrigi Brethes von Mitte Januar bis Mitte April. Einige Hundert Individuen fanden sich allabendlich an den meterhohen Grashalmen an einem bestimmten Platz, dicht am Wasser, ein (Fig. 4). Verschiedene Male habe ich durch die Kontrolle der (konstanten) Zahl, sofern es sich um wenige Individuen handelte und durch die Beobachtung, daß die Tierchen sich in unveränderter Regelmäßigkeit stets genau auf dem gleichen Flecke „niederließen" mit ziemlich einwandfreier Sicherheit das Faktum des regelmäßigen, allabendlichen bzw. allnächtlichen Schlafes konstatieren können.

Besondere Erwähnung verdient das Faktum, daß mehrmals Hymenopteren — eine kleine Art — in großer Zahl dicht aneinander an einem (Spinne?) Faden in einer Schlafstellung gefunden wurden (nicht etwa tot oder als Beute einer Spinne, sondern offenbar unbehelligt) und der Umstand, daß durch die mehrfache Beobachtung schlafender Pärchen ziemlich sichere Beweise für außerordentlich lange währende Kopulationsakte [Thynnide]: p. 339 Fig. 15) erbracht werden konnten. (Daher die flügellose Form und kleine Statur des ♀!!)

Wie die vorstehenden Schilderungen zeigen, ist die Form der Stellung, in der sich die schlafenden Insekten präsentieren und durch die sie ihren lethargischen Zustand verraten, recht verschiedenartig.

In der Tabelle habe ich diese verschiedenen Formen der Schlafstellung eingeteilt in die:

Vollstarre, bei der sich sämtliche Muskeln in einem kataleptischen Zustande zu befinden scheinen und der Körper mit seinen Gliedmaßen eine eigenartige, anomale Stellung einnimmt.

Mandibularstarre mit „festgebissenen" Mandibeln, die sich nach ihren äußeren Merkmalen im wesentlichen nur hierdurch von der gewöhnlichen Ruhestellung unterscheidet;

Regungslose Stellung ohne auffallende, äußere, von der gemeinen Ruhestellung abweichende Merkmale.

Die größte Zahl aller typischen Schläfer, aller Starrschläfer unter den Insekten liefern, wie schon erwähnt, die Hymenopteren. Da bei der Schlafstarre der Insekten in erster Linie die mandibularen Mundteile beteiligt sind — überhaupt Starrstellungen ohne gleichzeitige Mandibularstarre nicht zu meiner Beobachtung gelangt sind —, so scheiden eine Anzahl von Insektenordnungen, welche saugende Mundteile haben, aus dieser Kategorie von vornherein aus, wie z. B. die Lepidopteren (siehe p. 338) und Rhynchoten, bei denen die typischen Starrstellungen nicht beobachtet wurden.

Bei den Coleopteren pflegen typische Starrstellungen seltener zu sein, bei einigen Käferarten (Bruchiden) scheint die Schlafstellung mit den vulgär als „Totstellen" bezeichneten Erscheinungen eine gewisse Ähnlichkeit zu haben, obwohl jene allein durch den Umstand, daß der Körper durch (kataleptische) Muskeltätigkeit stets in einer gewissen Stellung gehalten (getragen!) wird, sich sehr wesentlich unterscheiden von diesen, von den zahlreichen anderen Verschiedenheiten ganz abgesehen.

Die Stellungen der Dipteren, welche bei einigen Gruppen, so bei den Asiliden schon in der Ruh- oder Raub-(Lauer-) stellung eigenartige Formen annehmen, erinnert häufig stark an die Mandibularstarre der Immen. In neuerer Zeit haben bereits die Ruhestellungen einiger Culiciden (Mosquitos) besondere Beachtung gefunden, die sogar zur Fixierung von Artmerkmalen herangezogen wurden (Goeldi). Ob es sich bei diesen Mücken um Starrstellungen handelt, die oft eigenartigen und typischen Haltungen, namentlich der Beine, einen lethargischen Charakter haben, mag dahingestellt bleiben; dessen ungeachtet möchte ich auch derartige Ruhestellungen der Culiciden als Schlafstellungen bezeichnen, in diesem Falle, da es sich häufig um Nacht- oder Dämmerungstiere handelt, häufig tagsüber in Erscheinung tretend!

Wie uns ein Blick auf die Tabelle lehrt, pflegt die Schlafstellung der einzelnen Insekten nicht immer konstant zu sein. Doch sind dies meist unwesentliche Differenzen und wird das typische der bestimmten Schlafstellung einer Art fast ausnahmslos festgehalten. Eine recht beträchtliche Zahl von Arten ist so konstant in ihren Stellungen (in dem wesentlichen) und Gewohnheiten beim Schlafen, daß man sie in der freien Natur an ihren Schlafgewohnheiten erkennen kann (z. B. Arten von Tetrapaedia, Megachile, Pachodynerus usw.). Daß die Schlafstellungen innerhalb einer Art nicht

absolut konstant sind, ist, da die Muskeln voraussichtlich eine Hauptrolle dabei spielen, wohl verständlich.

Auf die Frage, ob und in welcher Weise bzw. Form das große Heer der übrigen Insekten schläft, werden wir vor der Hand keine befriedigende Antwort erwarten können, wenn keine, durch gewisse Stellungen den Schlafzustand markierende äußere Symptome vorhanden bzw. festzustellen sind. Das würde uns jedoch nicht so ohne weiteres berechtigen anzunehmen, daß der ganze große Rest der Insekten des Schlafes entbehre, d. h. keine Art von Schlafzuständen kenne, wie uns einige in der Tabelle angeführte Beispiele lehren. Für eine sehr große Zahl von Insekten freilich wird der Schlaf überflüssig und das Schlafbedürfnis eo ipso fehlen, da ihr oft kaum mehr als einige Stunden oder Tage währendes Dasein als ausgebildeter, geschlechtsreifer Organismus derartige Zustände, die als Pausen in einen größeren Zeitabschnitt eingeschaltet zu sein pflegen, nicht nötig hätte. Daß bei den Larvenstadien der Insekten schlafähnliche Erscheinungen vorkommen sollten, wird schon aus dem Grunde unwahrscheinlich (neben einigen wenigen Ausnahmen vielleicht), weil durch die im allgemeinen geringen lokomotorischen Arbeitsleistungen (nicht fliegend!) im Vergleich zur Imago, die an das Muskel- und Nervensystem gestellten Anforderungen in der Regel eng begrenzte sind, deren Leistungen meist sehr zurückzustehen pflegen zu den, häufig zu äußerster Anspannung und Erschöpfung führenden aktiven Lebensäußerungen des vollentwickelten Insektes. Auch fehlt bei den Larven ja gänzlich das Geschlechtsleben und die mit diesem sekundär einhergehenden Erscheinungen. Das Puppenstadium dürfte völlig isoliert stehen und in keiner Weise mit schlafähnlichen Zuständen in Zusammenhang zu bringen sein, sind doch auch die inneren Vorgänge der Metamorphose in diesem Stadium so bedeutende, daß auch das vegetative Leben kaum als ein im Ruhestand befindliches wird gelten können.

Wenden wir uns noch einmal zu den Hymenopteren, den wahren Schläfern unter den Insekten, und versuchen wir uns zu orientieren über die Arten, bei denen die typischen Schlaferscheinungen am häufigsten zur Beobachtung kommen, so können wir zunächst das bemerkenswerte Faktum konstatieren, daß vor allen die solitären Immen sich besonders häufig dem Schlaf ergeben, diese vor allen anderen ein ausgeprägtes Schlafbedürfnis an den Tag legen, während man nach meinen bisherigen Beobachtungen von den sozial lebenden Bienen und Wespen nur

ausnahmsweise schlafenden Individuen im Freien begegnet. Das dürfte in der Lebensweise dieser emsigen, ein größeres Gemeinwesen bildenden Tierchen, die des Nachts („Nachttiere" bei Tage, z. B. Apoica pallida) an bzw. in ihrem Nest oder Bau sich aufhalten a priori seine Erklärung finden. Ich habe auch aus diesem Grunde über das Verhalten der sozialen Hymenopteren zur „Schlafzeit" nur wenige und ungenügende Beobachtungen machen können, z. B. bei Polistes, die eine, von der normalen kaum abweichende Ruhestellung, aber keine eigentliche (typische) Schlafstellung einzunehmen scheint (ihre „Defensivstellung" mit halb ausgebreiteten und erhobenen Flügeln dürfte allgemein bekannt sein). Ich möchte annehmen, daß, für den Fall, daß schlafähnliche Erscheinungen mit kataleptischer Basis bei den sozialen Hymenopteren nicht zu konstatieren wären, hierfür das Moment der Geschlechtsreduktion der Arbeiter vielleicht häufig in Verbindung mit dem Verlust der Flugfähigkeit (Ameisen) verantwortlich gemacht werden könnte, obgleich es immerhin auffällig bleiben müßte, daß diese so erstaunlich leistungsfähigen Tierchen in dieser Beziehung so bedeutend zurückstehen sollten.

Unter den solitären Immen scheinen Bienen und Wespen in gleicher Weise und etwa in gleichem Verhältnis an einen festen, regelmäßigen, nächtlichen Schlaf gewöhnt zu sein, zu welchem Zwecke sie sich, wie oben gezeigt, oft zu großen Gesellschaften vereinen, gleich als ob sie im Schlafe vollbringen wollten, was sie am Tage unterließen zu tun: durch gemeinsames Handeln einen Fortschritt zu erzielen; vielleicht sind diese nächtlichen Zusammenkünfte und Schlafgenossenschaften als die Grundlage anzusehen, aus der sich die späteren Arbeitsgenossenschaften, die „Staaten" entwickelt haben?[1])

Diese festen Schläfer sind nach meinen Beobachtungen alle fleißige, intelligente Tierchen, geschickte Baumeister usw. — Es liegt nahe hier eine Parallele zu ziehen zwischen den auffallenden Schlaferscheinungen, durch welche diese solitären Hymenopteren in so hervorragendem Maße ausgezeichnet sind, und den „aufreibenden" Beschäftigungen, denen die fleißigen Arbeiter tagsüber nachgehen; die das Nervensystem stark in Anspruch nehmende „geistige Arbeit" in einen Zusammenhang zu bringen mit einem

1) Auf jeden Fall ist die Tatsache, daß die solitären Hymenopteren sich häufig in größerer Anzahl zu gewissen Zwecken am gleichen Ort zusammenfinden, m. E. äußerst wichtig.

gewissen Schlafbedürfnis. In dieser Gestalt würde der Schlaf der Insekten mit seinen kataleptischen Begleiterscheinungen, in gleicher Weise wie bei den Wirbeltieren, in Erscheinung treten als Folge von „geistiger Erschöpfung", Muskelabspannung und allgemeiner Ermüdung.

Wir müssen uns, denke ich, in erster Linie vergegenwärtigen, wie außerordentlich aktiv diese solitären Immen sind. Vor allem sind sie meist hervorragende Flieger, die sich den ganzen Tag tummeln in einer Weise, die eine besonders starke Anspannung der am Fluge beteiligten Muskelpartien mit darauffolgendem Kollaps und Schlafbedürfnis wohl zu erklären vermöchte. Man vergleiche nur die Flugarbeit einer solchen kleinen Imme, die oft stundenlang kaum von ihren Beinen, wenigstens nicht zu Gehzwecken, Gebrauch macht, mit den Leistungen eines flatternden, schwebenden Falters, einer in der Regel in Pausen nur kurze Strecken zurücklegenden Fliege (mit Ausnahme der Fliegenfänger, der Asilide!) oder gar eines unbeholfen schwirrenden Käfers, eines Geradflüglers (die Wanderheuschrecken machen hier eine Ausnahme, sie scheinen nach meinen Erfahrungen ein gewisses Schlafbedürfnis zu haben).

Wir werden durch diese Betrachtungen über die Ursache der hier geschilderten Erscheinungen dazu geführt, uns noch eingehender zu befassen mit dem Wesen dieser eigenartigen schlafähnlichen Vorgänge bei den Insekten. Eine einigermaßen befriedigende Lösung dieser Frage werden wir voraussichtlich nur von dem Experiment erwarten können.

Es scheint mir zweifellos festzustehen, daß das Licht bei den Schlaferscheinungen der Insekten eine große Rolle spielt, in ähnlicher Weise wie bei dem echten Schlafe der warmblütigen Wirbeltiere. Ein Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme ist der Umstand, daß die schlafenden Insekten nur bis zu einem gewissen Helligkeitsgrade am Tage gefunden wurden, daß, wenn ich ihnen auch gelegentlich einmal mitten am Tage begegnete, der Himmel stets stark bewölkt, das Wetter neblich und düster (meist regnerisch) war, während ich an hellen, heiteren Tagen — wie sie in Paraguay die Regel sind — nicht ein einziges Mal, wenigstens nicht an hellen freien Plätzen ein Insekt in der typischen Schlafstellung beobachtete (die bei Tage ruhenden Nachttiere pflegen nach meinen Beobachtungen meist im dichten Walde oder in Verstecken zu schlafen).

Dutzende Male habe ich die schlafenden Insekten, namentlich auch die in der Vollstarre befindlichen, mit zunehmendem Tageslicht, bei der aufgehenden Sonne erwachen sehen; wahrlich auch dieses Endstadium des Schlafes, und der Übergang bzw. die Rückkehr zur Allgemeinaktivität der Körperfunktionen und der Bewegungen, wie lebhaft erinnern sie in allen ihren Phasen an das Erwachen eines hochorganisierten Wirbeltieres!

Auch durch das Experiment habe ich die Einwirkung des Lichtes auf die Insekten bzw. die Schlaferscheinungen festzustellen versucht und bin zu dem überraschenden Resultate gekommen, daß die Wirkung der Lichtzufuhr bzw. Lichtentziehung oder der völligen Dunkelheit eine auffallend präzise war, in ihren Folgen nicht unähnlich denen, wie wir sie bei den warmblütigen Tieren kennen. Bei gewissen Bienen (Megachile-Arten) konnte ich durch Regulierung der Lichtzufuhr nach Belieben wiederholt die Schlafstellung hervorrufen oder unterbrechen.

Über den Einfluß der Wärme auf die im schlafähnlichen Starrzustande befindlichen Insekten, d. h. Hymenopteren, habe ich ebenfalls durch das Experiment ein Resultat erzielt und zwar ein negatives. Schlafende Hymenopteren reagierten äußerlich in keiner Weise auf die Erhöhung der Lufttemperatur und erst als diese sich dem für den Organismus möglichen Maximum, dem Eiweiß koagulierenden Wärmegrad näherte (in einem hermetisch verschlossenen Glasgefäß), stellten sich Reaktionen ein — bei ca. 39° C —, die ein ziemlich plötzliches, anscheinend gewaltsames, gleichsam „trunkenes" Erwachen zur Folge hatten. Es ist nach diesen Erfahrungen auch wenig wahrscheinlich, daß die schlafartigen Starreerscheinungen der Hymenopteren, denen man namentlich bei Regenwetter und wohl auch bei besonders kühlem Wetter anscheinend besonders häufig begegnet, allein als eine Wirkung der Kälte oder Nässe, die Steifheit und Starre zur Folge haben könnten, aufzufassen wären. Dagegen wird die Annahme eines gewissen Einflusses derartiger Witterungsverhältnisse, die überdies meist mit einer wesentlichen Trübung des Tageslichtes einherzugehen pflegen, in dieser Richtung nicht auszuschließen sein, so namentlich in den Fällen, in denen die zarten Flügelflächen naß geworden waren. Wie es auch wohl denkbar wäre, daß die Tierchen durch eine derartige Außerdienststellung und Unbrauchbarwerdung ihres hochwichtigen Flugorganes, das möglicherweise auch mechanisch an der Entfaltung gehindert ist, zunächst in ein Vorbereitungsstadium, eine Übergangsstufe zum eigentlichen Schlaf-

zustand übergeführt würden, wie wir ja analoge Erfahrungen auch an den Warmblütern machen können.

Daß Regen- und Nebelwetter und starker Taufall, wie er in diesen Breiten an der Tagesordnung ist, besonders auf die Hymenopteren d. h. auf deren Flugvermögen, einen paralysierenden Einfluß auszuüben pflegen, während z. B. gewisse Falter trotz ihrer großen Flügel, die aber zum Schutz gegen Wasser mit Schuppen bedeckt sind (das ist vielleicht der Hauptzweck der Schmetterlingsschuppen?[1])), vergnüglich umherflattern oder zum wenigsten jede Pause dazu benutzen, habe ich oft Gelegenheit gehabt zu beobachten. — Daher wieder das andersartige Verhalten der schuppenlosen Ithomiiden, denen man bei Regenwetter seltener begegnet, die aber bei solcher Witterung manchmal in großer Zahl an Büschen und Bäumen dicht beieinander gefunden werden, wo sie in nicht unähnlicher Weise wie gewisse Hymenopteren gemeinsam ruhen (und die zusammengeklappten Flügel relativ trocken halten). — Die Jahreszeit scheint hier in Paraguay ohne wesentliche Einwirkung auf den Insektenschlaf zu sein. Dagegen halte ich einen Einfluß des Klimas auf die Schlaferscheinungen der Insekten für wohl denkbar. Erstreckt sich doch die intensivste Tätigkeit vieler (der langlebigen!) Insekten in den winterlosen Ländern über das ganze Jahr, die Summe der Anforderungen und Arbeitsleistungen ist demnach bei den Insekten der Tropen eine viel größere als in den temperierten Zonen, andererseits ist die Verteilung von Tag und Nacht eine regelmäßigere, ein den Schlaf sicher begünstigendes Moment.

In bezug auf die Wirkung anderer natürlicher äußerer Einflüsse auf die im Starrschlafzustande befindlichen Insekten sei bemerkt, daß der Wind, selbst wenn er mit ziemlicher Heftigkeit auftritt, keine schlafhindernde bzw. weckende Wirkung zu haben scheint, und vielleicht eher, ebenso wie der Regen, schlaffördernd wirkt. Über die Wirkung anderer Witterungsverhältnisse, so die verschiedenen Grade der Luftschwere, die größeren Elektrizitätsmengen der Luft bei Gewitterbildung auf das Verhalten schlafender Insekten usw. kann ich keine befriedigende Resultate mitteilen, wenngleich mir die mehrfach nach einem Gewitter beobachtete große Zahl von Schläfern einen gewissen Einfluß in dieser Richtung zu indizieren scheint.

1) Wie bei den Fischen! — Tatsache ist, das selbst ein in das Wasser getauchter Falter keine Durchnässung (der Flügel) erkennen läßt und aus dem Wasser heraus sogleich wieder zum Fluge übergeht.

Empfindlich dagegen scheinen die Tiere zu sein gegen gewisse unnatürliche Einflüsse, so namentlich gegen Erschütterung des Stützobjektes, z. B. des Pflanzenstengels, worauf sie häufig in der Weise reagieren, daß sie zu Boden fallen. Ob in diesen Fällen die Reaktion als Folge eines mechanischen Vorganges eintritt (der die Mandibeln gewaltsam löst) oder sofort durch Aufhebung der schlafartigen Erscheinungen, d. h. „weckend", scheint in erster Linie von dem Grade abzuhängen, bis zu welchem das Tierchen sich in dem Zustande des Schlafes befindet (ebenfalls eine Analogie mit dem Schlafe des warmblütigen Wirbeltieres!). Selten pflegen die Insekten (Hymenopteren) in solchen Fällen fliegend sofort das Weite zu suchen, nur dann anscheinend, wenn sie tatsächlich schon „wach" waren, nur noch ruhend in der Starrstellung verharrend. Auch habe ich nicht den Eindruck gewinnen können, daß der Zustand des zu Boden gefallenen oder fallenden „Schläfers" die Annahme, es handle sich um eine mit „Sichtotstellen" zu bezeichnende Er-



Fig. 1. Vollstarre. Tetrapaedia diabolica Schrottky; typische Stellung dieser Gattung mit (behosten) gespreizten Beinen. In Haufen durcheinander.



Fig. 2. Vollstarre. Pachodynerus spec. an Infloreszenz einer Cyperacee, mehrere Tierchen wiederholt am gleichen Platz beobachtet.

scheinung gerechtfertigt hätte. Vielmehr hängt das Verhalten der unter solchen Umständen zu Boden gefallenen Insekten offenbar von den anderen äußeren Umständen ab und besonders von dem Grade der Helligkeit bzw. des Tageslichtes. Ist es noch die gewöhnte Schlafzeit, so pflegen die in ihrer Ruhe gestörten Tierchen bemüht zu sein zur Schlafstelle zurückzukehren und die eben aufgegebene Schlafstellung wieder einzunehmen. Nie pflegen sie anscheinend in diesen Fällen zu nachtschlafender Zeit von ihren Flügeln Gebrauch zu machen, und es ist amüsant zu sehen, wie die flinksten Flieger, die tüchtigsten Tummler in schwerfälliger und kriechender Weise, etwa nach Art eines nie von seinen Flügeln Gebrauch machenden Käfers, langsam — fast möchte ich sagen schlaftrunken-torkelnd — das Nachtlager, d. h. den Ort, an dem sie vorher geruht, wieder zu gewinnen trachten, in dem sie am Stengel emporklimmen, um an geeigneter Stelle in der früheren Position weiterzuschlafen (wie viel Ähnlichkeit mit dem Verhalten eines vom Schlaf aufgescheuchten Wirbeltieres und speziell des Menschen!)



Fig. 3. Vollstarre. Odynerus spec. upside-down Stellung; Abdomen in rechtem Winkel zum Thorax.

So hatte ich auf einer botanischen Expedition im Estado do Paraná, Brasilien, einmal Gelegenheit mich von der Zähigkeit, mit der die Bienen den gewaltsam



Fig. 4. Vollstarre. Protodiscoelis Fibrigi Brèthes; zu mehreren Hunderten in eng aufgeschlossenen Reihen an den Spitzen von Gräsern, die von ihrem Gewichte herabgezogen werden. Während drei Monaten in mehr oder weniger großer Zahl am gleichen Schlafplatze beobachtet.

unterbrochenen Schlaf immer wieder aufzunehmen trachten, zu überzeugen. Bei sehr trüber, düsterer, zwischen Regen und Nebel wechselnder Witterung fand ich am Nachmittage an einer Buschspitze in einer Picade (Waldweg) eine größere Anzahl, 20—25, Bienen dicht beieinander. Ich brach den dürren Stengel mit den Schläfern — es war eine größere Tetrapaedia-Art — vorsichtig ab und befestigte ihn vorn an meinem Mantel. Die durch den Schritt meines Reittieres hervorgerufenen Bewegungen schienen die Schläfer, die sich in dem typischen Stadium der Vollstarre befanden, nicht wesentlich zu stören; erst als ich eine schnellere, trabähnliche Gangart abwechselnd mit Galopp anschlug, glitten einige der Bienen, durch das Aufschlagen auf meinen Mantel gewaltsam getrennt, vom Stengel ab, blieben jedoch zumeist in den Falten des großen Mantels hängen und begannen von dort aus aufwärts zu kriechen, um, sobald sie den Stengel erreicht, in die vorher eingenommene Stellung zurückzukehren. Einige Tierchen versuchte ich in ihren Bemühungen zu unterstützen, indem ich sie ergriff und an irgend einen Punkt des verzweigten Stengels setzte, wo sie ohne Zeitverlust in den starrähnlichen Znstand und die frühere Position zurückkehrten. Einige dieser Tetrapaedien habe ich jenen Tag den ganzen, vom Fundort aus noch 4 Leguas (= 24 km) betragenden Weg in dieser Weise mit mir geführt; ein oder zwei Bienen hatten die ganze Strecke, die ich zum Teil in recht beschleunigter Gangart zurücklegte, in ihrer ununterbrochenen Starrstellung verharrt — wahrlich ein „gesunder Schlaf“!



Fig. 5. Vollstarre. Anthidium spec. Körper horizontal abstehend, besonders typische Schlafstellung; 10 Tage lang die Tiere jeden Abend an den gleichen Platz zurückkehrend beobachtet.



Fig. 6. Vollstarre. Centris spec. Zwei Individuen genau einander gegenüber (schemat. Skizze.)

Wie wir sehen, scheint auch die Berührung der schlafenden Tierchen nicht immer einen störenden Einfluß zu haben bzw. die

Aufhebung der (anästhetischen!) Schlafsymptome zur Folge zu haben, denn jene Tetrapaedien verfielen unmittelbar nach, gleichsam noch während der Berührung von neuem dem Schlafe. Tatsächlich habe ich vielfach schlafende Insekten vorsichtig berührt ohne irgendeine Reaktion wahrzunehmen. Bei stärkerer Berührung und bei intensiverem Drucke stellen sich häufig alle Zeichen der erwachten Aktivität ein, ohne daß das schlafende Tier die mandibulare Starre aufgibt. Dieses Verhalten des schlafenden Insektes ist ganz besonders wichtig und meines Erachtens wesentlich für das Verständnis des physiologischen Vorganges bei diesen Starrzuständen. So habe ich mehrmals die Immen auf eine stärkere oder wiederholte und anhaltende Berührung hin die Beine bewegen („strampeln"), die Flügel heftig schwingen (summend) und den Stachel in Funktion treten sehen ohne Änderung der starren Mandibularhaltung, d. h. ohne „loszulassen"; das Tierchen pflegte sich vielmehr (festgebissen) zu beruhigen und zur völligen Starre des Gesamtkörpers zurückzukehren und . . . . weiterzuschlafen (ein weiteres Analogon zu höher organisierten Tieren!). — Neben diesen Gliedmaßenreaktionen kann man häufig bei einem, im Schlafe gestörten Insekt (Hymenopteren) die bekannten eigenartigen Pumpbewegungen des Abdomens beobachten.



Fig. 7. Vollstarre. Dianthidium spec. an der Spitze einer trockenen Labiaten-Infloreszenz.

Es sei endlich noch ein Wort gesagt über die Beteiligung der Geschlechter an diesen lethargischen Zuständen. Nach den wenigen Daten, die ich über ein derartiges Verhalten der Insekten haben konnte, scheint die Ansicht zu bestehen[1]), daß nur männliche Hymenopteren in solchen „festgebissenen" Stellungen anzutreffen seien. Dem ist durchaus nicht so. In den mehreren hunderten von Fällen (mehrere tausend einzelne Individuen), in denen ich Hymenopteren in schlafenden Stellungen beobachtet habe, war sicher eine große Zahl von Weibchen. Leider habe

1) Siehe Anmerkung p. 318.

ich es anfangs fast gänzlich unterlassen auf den Geschlechtsunterschied der schlafenden Insekten zu achten, ein Faktor, der einem bei den vielen hiesigen stachellosen Bienen überdies erschwert wird. Daß die Weibchen tatsächlich in der Minderzahl sind bei den Insekten, die man mit Schlafsymptomen antrifft, ist recht wohl erklärlich durch den Umstand, daß die weiblichen Tiere, welchen bei fast allen Arten allein der Nestbau, die Verproviantierung und Pflege der Brut usw. obliegt, auch an den Orten ihrer Haupttätigkeit, d. h. bei ihren Bauten und Nesten, bei ihrer Brut, welche ihre stete Aufmerksamkeit und Fürsorge verlangen, nächtigen (es gibt auch nachts bauende solitäre Hymenopteren), wo ich sie auch mehrfach gefunden habe (z. B. Eumenide unmittelbar bei ihrem Lehmbau), an Plätzen, die, wie bekannt und natürlicherweise, meist an mehr versteckten Orten sich befinden. Aus diesem Grunde wäre es erklärlich, wenn ich von einigen Arten tatsächlich nur ♂♂ schlafend gefunden hätte, so *vielleicht* von *Tetrapaedia diversipes*, *Megachile curvipes*, *Hypanthidium flavomarginatum* und *Dianthidium Bertoni*; von *Tetrapaedia nigripes* und *Coelioxys vidua* habe ich *anscheinend* nur ♀♀ schlafend beobachtet. Es wäre demnach die Auffassung, daß die Weibchen nicht dem Starrzustande verfielen, daß sie kein Schlafbedürfnis hätten, irrig, wie auch die vielen Weibchen, die ich in solchen Schlafstellungen, und zwar gerade diese meist in der typischen Vollstarre beobachtete, positiv beweisen. Unter den schlafenden Hymenopteren, welche ich SCHROTTKY zur



Fig. 8. Vollstarre. *Tetralonia barbata*, ca. 10 Individuen an Blattunterseite; dreimal in weitgetrennten Zeiträumen (fast ein Jahr) an demselben Busche beobachtet.

Bestimmung übergab, befanden sich 82 ♂♂ und 61 ♀♀; nur wenige von diesen waren nicht „angebissen".

Werfen wir nochmals einen Blick auf die schlafähnlichen Erscheinungen, welche bei Insekten anderer Ordnungen beobachtet wurden, so finden wir das Verhalten namentlich einiger Käfer und Fliegen von größerem Interesse. Es muß hervorgehoben werden, daß es auch hier relativ gute Flieger und für die Gruppe, der sie angehören, tätige und lebhafte Insekten sind, die ein in gewisser Hinsicht ähnliches Leben führen wie die Hymenopteren. So erinnern die Rhipiphoriden (mit ihren zahllosen Ommatidien!), deren Leben ja auch mit dem der Immen verknüpft ist und die man meist an einer Infloreszenz findet, nicht nur durch ihre Gestalt und Färbung, sondern auch durch ihre Haltung im Schlafzustande an Hymenopteren (Fig. 38, letztes Beinpaar hängend). Auch bei einigen Rynchophoren und besonders bei Cetoniden habe ich schlafähnliche Stellungen, manchmal mit anscheinend kataleptischem Charakter, beobachtet. Beachtenswert ist ferner die bizarre Starrstellung jener, in der Tabelle angeführten Cerambycide, ebenfalls sicherlich ein guter Flieger.



Fig. 9. Vollstarre. Discoelius hilarianus (schemat. Skizze.)



Fig. 10. Vollstarre Thynnide; mit gebogenen Abdomen (schemat. Skizze).

Unter den Fliegen sind es die weitverbreiteten Mordgesellen, die Asiliden, welche mit unglaublicher Schnelligkeit und Gewandtheit sich im Fluge auf ihre Opfer stürzen, bei denen die schlafähnlichen Zustände durch besonders ausgeprägte äußere Begleiterscheinungen gekennzeichnet sind, die jedoch, wie schon erwähnt, häufig nicht wesentlich abweichen von den Observations- und Lauerstellungen, welche diese Flieger — wie ihre gefiederten Kollegen, die Raubvögel — mit Vorliebe an Extremitäten einzunehmen pflegen. Besonders hervorgehoben zu werden verdient das auffallende Verhalten einer Bombyliide, das in der Tabelle angeführt wird (p. 361). Wir sehen in dieser Fliege morphologisch einen selten vollkommenen Mimeten und finden eine neue Stütze für unsere Auffassung über die Mimikrytheorie in der speziellen Stellung der Bombiliide, welche das Bestreben erkennen läßt, sogar noch im Schlafe durch Nachahmung der typischen Stellung jener Ammophila nach Möglichkeit dazu bei-

zutragen, alle Unterschiede, die sie von jener Wespe trennen könnten, zu beseitigen. Wir haben hier nicht nur eine Mimikry der Gestalt (und Farbe), sondern auch die Nachahmung einer Handlung durch das Kopieren einer recht auffallenden, der betreffenden Tiergruppe sonst ziemlich fremden Stellung (ein Beispiel für die anfangs erwähnten Gestaltbildner durch Muskeltätigkeit bzw. Gliederlagerung), wie ich ähnliche, die Mimikrytheorie – im weiteren Sinne des Wortes — unterstützende Beobachtungen mehrfach zu machen Gelegenheit hatte, bei denen die Handlungsweise des Mimeten oder eines anderen Tieres die Beweise für das Zielbewußte der durch die Nachahmung hervorgerufenen Täuschung lieferte.



Fig. 11. Mandibularstarre. Dianthidium spec. an Stengelspitze; sehr häufige Schlafstellung.

Wir kommen hiermit auf die beachtenswerte Koinzidenz zurück, die wir weiter oben erwähnten, daß schlafende Insekten, namentlich Hymenopteren, häufig sowohl durch die Art ihrer Schlafstellungen als auch oft in Verbindung mit diesen durch die Wahl des Schlafortes bzw. des zum Schlafe erkorenen Stützobjektes den Eindruck dessen, was sie tatsächlich sind, die Vorstellung von einem Tier, von etwas „Lebendigem" völlig beseitigen, so daß der Beschauer oft genug nur mit Mühe das Insekt, das z. B. an der Spitze eines Halmes festgebissen ist oder stumpfartig in einem spitzen Winkel vom Stengel gerade absteht, von dem pflanzlichen Stützobjekt zu unterscheiden vermag. Es hat den Anschein, als ob es sich bei vielen dieser regungslosen schlafartigen Stellungen um gleichzeitig mimetische Erscheinungen handelt, die weniger oder nicht immer allein durch die spezifische Form an sich („morphologisch") wirken als viel mehr durch die regungslosen, totähnlichen Haltungen, die nicht geeignet sind, die Aufmerksamkeit auf Beute ausgehender Feinde auf sich zu ziehen, solcher Feinde, welche



Fig. 12. Mandibularstarre. Discoelius auritulus; an Kompositen-Infloreszenz, Flügel und Abdomen einen rechten Winkel bildend (schemat. Skizze).

es größtenteils verschmähen, so namentlich die Raubspinnen, sich mit Leblosem oder toten Insekten zu befassen. Es ist sehr wohl denkbar, daß das im Starrzustande befindliche Insekt durch die von der gewöhnlichen Ruhestellung so stark abweichende, häufig absonderliche Stellung einen gewissen Schutz während der Schlafzeit genießt (namentlich auch in der weniger dunklen Zeit der Morgen- und Abenddämmerung usw.) vor vielen Feinden. Diese mögen zum Teil durch ein, auf geringere Lichtmengen eingestelltes Sehvermögen ausgezeichnet sein, wie z. B. gewisse echte Spinnen und andere Arachnoiden, Myriapoden, Forficuliden, gewisse Ameisen usw.



Fig. 13. Mandibularstarre. Discoelius spec. an Grasspitze, mit übergebogenem Abdomen.

An dieser Stelle müssen wir noch einmal der Lepidopteren Erwähnung tun, jener großen Insektenordnung, die mehr als irgend eine andere Gruppe das Interesse der Sammler, Beobachter und Systematiker absorbiert. Auch die Schmetterlinge sind bekanntlich vielfach durch typische Stellungen (Fig. 50) ausgezeichnet, die sogar mehrfach als Familienmerkmale gelten können. Ob und wieweit gewisse Formen derartiger Stellungen als Schlaferscheinungen aufgefaßt zu werden verdienen, ist schwer zu sagen. Überhaupt scheint mir die Untersuchung dieser Frage bei den Schuppenflüglern (die übrigens meist durch keine besondere Intelligenz ausgezeichnet sind und in der Regel, im geschlechtsreifen Zustande eine beschränkte Lebensdauer haben dürften: zwei Momente, die nach meinen Darlegungen, eine in bezug auf Schlaf negative Antwort erwarten lassen!) mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft. Schon auf die Frage, wo schlafen die Schmetterlinge, d. h. die Tagfalter, bzw. wo halten sie sich während der Nacht auf, wird, glaube ich, nicht jeder Entomologe eine befriedigende Antwort geben können. Etwas mehr orientiert sind wir über die Zufluchtstätten der Nachtschmetterlinge; die Plätze, wo wir sie tagsüber finden können, sind uns bekannter. Sie haben besondere Ursache, für ihre Ruhezeit, die in den hellerlichten Tag fällt, es sich möglichst vorsorg-



Fig. 14. Mandibularstarre. Centris spec. an Stengelspitze mit übergebogenem Abdomen (schemat. Skizze).

lich einzurichten und in der Tat finden wir bei diesen gerade Erscheinungen, die als zweckmäßige Einrichtungen für die Ruhezeit gelten müssen: das Aufsuchen und die Auswahl einer geeigneten Lokalität für die Ruhezeit sowohl in bezug auf die allgemeine Örtlichkeit als auch auf den speziellen Platz und die Anpassung an die nächste Umgebung durch Farbe (indifferente) und Form. Während nun eine Anzahl von Faltern durch flaches Andrücken von Flügel und Leib sich ihren Verfolgern zu entziehen trachtet, erreichen andere dasselbe Ziel durch die Form der (prominenten) Stellung, die sie während der Ruhe einnehmen. Sie machen, in ähnlicher Weise wie eine große Zahl unserer Hymenopteren, den Eindruck von „Schlafmimeten"; die Lepidopterologen würden uns, denke ich, eine ganze Zahl solcher „Schlafmimeten" anführen können (namentlich unter den Motten, bei denen ja sehr eigenartige, häufig überdies durch eine zweckmäßige Färbung unterstützte Stellungen nicht selten sind), die vielfach auch leblose Gegenstände nachzuahmen scheinen (siehe z. B. in Fig. 49). Diese Art von Mimeten, welche durch ihre Handlungsweise, durch die willkürliche Veränderung der gewöhnlichen Stellung einen mimetischen Effekt erzielen, verdienen, wie wir sehen, auch für unser Thema besondere Beachtung, selbst wenn wir sie nicht zu den wirklichen Schläfern zu zählen vermöchten, weil die wesentlichsten, für den Begriff „Schlaf" typischen Charakteristika fehlen. — Es sei an dieser Stelle nochmals betont, daß die Stellung — was übrigens selbstverständlich — allein nicht maßgebend sein kann für die



Fig. 15. Mandibularstarre. Spilothynnus elegans in copula ♂ und ♀ eine gerade Linie bildend; dieses Pärchen wurde nacheinander an drei Morgen beobachtet (ein mehrere Tage währender Begattungsakt!)



Fig. 16. Mandibularstarre. Ammophila spec. an Stengelspitze mit erhobenem Abdomen.



Fig. 17. Mandibularstarre. Ammophila sp. an Stengelspitze (schemat. Skizze).

Beurteilung des Zustandes, in dem sich das Insekt befindet; die Stellung allein beweist demnach nicht immer, daß das Insekt wirklich schläft.

Ganz isoliert ist das Verhalten einer Locustide während der Schlafzeit, welche letztere bei dieser Schrecke, die ein Nachttier ist, in die Tageszeit fällt: sie spinnt sich in ein Blatt ein[1]). Die höchst auffallende Erscheinung, immer wieder und wieder dieser Orthoptere in einem rings geschlossen, dütenartig gefalteten Blatte zu begegnen, hat mir nicht geringes Kopfzerbrechen verursacht bis es mir gelang festzustellen, daß das Tier anscheinend nur tagsüber sich in diesem selbstgefertigten Versteck aufhält, während es des Abends das stützende Dach verläßt, um der Nahrung nachzugehen, ein Resultat, zu dem ich erst durch die Beobachtung des Tieres in der Gefangenschaft gelangte. Die Herstellung dieser Blattdüte, in der sich die Lokustide verborgen hält, ist durchaus nicht so primitiv wie man es bei den Orthopteren, bei denen irgendwelche Art von Baufertigkeiten bisher noch unbekannt sind, vermuten möchte. Das Blatt, von konvenierender, oft nicht unbedeutender Größe, wird ganz regelrecht in der Längsrichtung zusammengefaltet, ja, mehrere Male habe ich, voraussichtlich wenn die Blattspreize zu sperrig war, einen Schnitt (s. Fig. 41) bemerkt am breiteren Ende des Blattes und bis zu der Mittelrippe reichend, ganz nach der Art wie andere Insekten es tun um ihre Brut in dütenartig zusammengerollten Blättern unterzubringen (Fig. 40, 41 [ein Teil des Blattes herausgeschnitten]). Aber die geschickte Lokustide geht noch weiter:

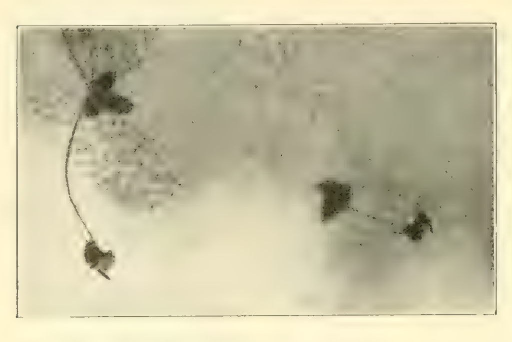


Fig. 18. Mandibularstarre. Coelioxys spec. an Infloreszenz einer Cyperacee, mit übergebogenem Abdomen.

1) Nach nachträglichen Mitteilungen von Dr. W. La Baume ist in Nordamerika gleichfalls eine spinnende Locustide, Camptonotus carolinensis, beobachtet worden (Caudell, 1904 in Proc. Ent. Soc. VI et Mc Atee in Ent. News XIX, 1908).

Sie verbindet die aneinanderstoßenden Längsseiten des Blattes mit einem fadenartigen Bindemittel, sie spinnt sich gewissermaßen ein und erinnert mit dieser durch Fäden verschlossenen Blattfeste an die Blattnester der mit ihren Larven spinnenden Oecophylla [1])-Ameisen. Ich habe diese Lokustidenart auf Spinndrüsen untersucht, leider bisher mit negativem Resultat; schließlich gelang es mir einmal ein solches Tierchen bei dem Schließen seiner Behausung zu überraschen.



Fig. 19. Mandibularstarre. Mehrere Bienenarten an der trockenen Infloreszenz von Hyptis spec.



Fig. 20. Mandibularstarre. Megachile spec. an Köpfchen von Eupatorium spec. (schemat. Skizze).

1) Ob es sich bei diesem auffälligen Verhalten dieser „Blatthausschrecke", deren Weibchen — vielleicht in Anpassung an die Größenverhältnisse der Blattdüte — eine dorsal übergebogene Legeröhre haben, um wirkliche Schlaferscheinungen handelt, muß noch dahingestellt bleiben. Der Umstand, daß das Tier während dieses Zustandes im Innern der Blattdüte nicht sichtbar ist, erschwert die Beobachtung. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß dieses Sicheinspinnen der Heuschrecke mit gewissen Entwicklungsvorgängen des Tieres in einem Zusammenhange steht, z. B. daß die Tiere zurzeit der Häutung sich einschließen, wofür das Faktum sprechen würde, daß sie in allen Entwicklungsstadien in der Blattdüte gefunden wurden und mehrmals merklich blaß erschienen; dahingegen habe ich nie irgendwelche Spuren eines abgestoßenen Integuments finden können. — Irgendeine Form eines Ruhestadiums zeigt uns diese Blatthausschrecke auf jeden Fall. Würde sich dieses Verhalten unserer Locustide als eine mit ontogenetischen Vorgängen in Verbindung stehende Erscheinung entpuppen, die dann als eine erste Stufe zu den komplizierten Metamorphosenvorgängen der höher organisierten Ordnungen aufgefaßt werden könnten, so hätten wir hier eine neue eigenartige Form eines Zwischengliedes zwischen den Ametabola und den Metabola, zwischen denen schon so zahlreiche Übergangsformen existieren.

Die Manipulationen des Verspinnens sind sehr ähnliche, wie wir sie bei den Larven der Lepidopteren kennen, sie werden mit dem Kopfe bzw. Munde ausgeführt durch Hin- und Herbewegen des vorderen Körperteiles, wobei gleichzeitig die Trophen eine speichelähnliche Flüssigkeit abgeben, die Faden zieht und schnell erhärtet.



Fig. 21. Mandibularstarre Centris spec. an Blattspitze (schemat. Skizze).



Fig. 22. Mandibularstarre. Colletes spec., mehr als ein Dutzend Bienchen an einer Staude festgebissen, parallel zum Stengel, eine dicht an der anderen.

Fassen wir noch einmal kurz die Resultate zusammen,. die durch meine Beobachtungen in bezug auf schlafende Insekten gewonnen wurden:

a) Äußere Merkmale.

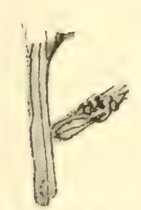


Fig. 23. Mandibularstarre. Megachile spec. an Stengelwinkel (schemat. Skizze).

1. Die schlafenden Insekten zeichnen sich aus durch gewisse, von der gewöhnlichen Ruhestellung abweichende, lethargische Stellungen, welche stets regungslos und meist begleitet sind von kataleptischen Erscheinungen.

2. Für die Starrstellung charakteristisch und stets mit ihr verbunden ist die Mandibularstarre, bei der die Mandibeln des Insektes am Stützobjekt „festgebissen“ erscheinen.

3. In den Schlafstellungen, die durch die ausgeprägtesten äußeren Merkmale ausgezeichnet sind, in der „Vollstarre“, sind es allein die Mandibeln, welche mit dem Stützobjekt in Berührung kommen, sie allein tragen das Gesamtgewicht des Insektenkörpers.

4. Beine und Flügel sind bei der Vollstarre außer Funktion und finden keine Verwendung als Stütze des Körpers.

5. Häufig ist die Vollstarre verbunden mit einer anomalen Lage des Körpers, mit einer upside-down Stellung sowohl in horizontaler als in vertikaler Richtung, wie überhaupt die bizarresten Stellungen zur Beobachtung kamen.

b) Reaktion auf Reize und Verhalten gegenüber äußeren Einflüssen während des Schlafzustandes oder in Verbindung mit dem Schlafe.

6. In hervorragendem Grade reagieren die schlafenden Insekten (wie überhaupt die Insekten) auf die Erhöhung oder Verminderung der Lichtquelle, so daß es hier vielfach gelungen ist, auf experimen-



Fig. 25. Systropusähnliche Bombyliide, zusammen an einem Busche mit drei Individuen von Ammophila fragilis, dieser Sphegide in Form und Färbung außerordentlich ähnlich und auch deren Schlafstellung kopierend (scheinbar festgebissen), siehe Text p. 336 und 361.



Fig. 24. Mandibularstarre. Augochlora spec. an halbtrockenen, wagerechten Zweigen, dicht beieinander, alle kopfabwärts, mehrere Tage lang beobachtet.

tellem Wege künstlich Schlafzustände bei den Insekten hervorzurufen oder abzulösen. Aus gleichem Grunde stellen sich die Schlaferscheinungen häufig auch mitten am Tage bei trübem düsterm Wetter ein.

7. Dagegen pflegen die schlafenden Insekten (im festen Schlafe) auf Reize, welche geeignet wären, reflektorische Be-

wegungen oder spezifische Vorstellungen auszulösen, nicht zu reagieren. Man kann einem, im tiefen (kataleptischen) Schlafe befindlichen Insekte z. B. sich häufig nähern, ohne daß das Tier Zeichen von sich gäbe, die darauf schließen ließen, daß der Schläfer die Annäherung bemerkt. Der Schlafzustand des Insektes (Hymenopteren) wäre demnach ein bewußtloser Zustand. (Sämtliche Erscheinungen wie bei den Säugern und Vögeln.)



Fig. 27. Eine ähnliche Bombyliide wie bei Fig. 25b in extremer Stellung; siehe Text p. 366.

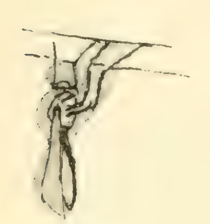


Fig. 26. Polistes spec. hängend (schemat. Skizze).

8. Die schlafähnlichen Erscheinungen entsprechen, wie bei den hochorganisierten Wirbeltieren, den durch Wechsel von Tag und Nacht hervorgerufenen Zeitabschnitten. Es pflegt die große Mehrzahl der Insekten, die tagsüber aktiv sind, des Nachts zu schlafen, während bei den des Nachts auf Nahrung usw. ausgehenden Gliederfüßern schlafähnliche Erscheinungen am Tage beobachtet wurden.

9. Wie bei den Wirbeltieren (besonders den fliegenden!) sind es in der Regel die Dämmerstunden, in denen die (fliegenden) Insekten dem Schlaf verfallen bzw. wieder erwachen. Wie bei jenen gibt es auch bei den Insekten Früh- und Spätaufsteher!

10. Der Einfluß der Luftwärme auf die Schlafvorgänge scheint unbedeutend zu sein, obwohl bei kaltem oder nassen Wetter (das wäre für hiesige Breiten etwa bei 6 bis 12° C) die Schläfer besonders zahlreich zu sein und lange in den Morgen hineinzuschlafen pflegen (tout comme chez nous!)

11. Luftbewegung (und Regen) ist anscheinend ohne störenden Einfluß auf die Schläfer, wohl aber (künstliche) Erschütterung, in deren Folge die Insekten meist zu Boden fallen.

12. Das im Schlafe gestörte Insekt pflegt danach zu streben, den verlustig gegangenen Schlafort oder einen anderen geeigneten Ort wiederzugewinnen, um den Schlaf dort fortzusetzen. Das Benehmen eines solchen, „vom Schlafe aufgescheuchten“ Insektes ist sehr verschieden von dem Verhalten eines in voller Aktivität befindlichen Tieres, es erscheint schlaftrunken, macht

keinen Gebrauch von den Flügeln usw.; dagegen finden sich häufig bei jenen wie bei diesen die Unlust ausdrückenden pumpartigen Bewegungen des Abdomens.



Fig. 36. Fig. 28.

Fig. 28. Bombyliide, gleichsam festgebissen.
Fig. 36. Cerambycide, einer Ameisenart (Camponotus) ähnelnd, hängende Stellung, s. Text p. 325.

13. Auf Reize des Tastsinnes reagiert das schlafende Insekt in der Regel etwa in ähnlicher Weise wie ein höher organisiertes Wirbeltier. Es ist mehr oder weniger anästetisch — häufig nur schwer (natürlich nur relativ) und langsam aus dem Schlafe zu erwecken und pflegt vielfach zunächst nur partiell, mit einer, durch Bewegung der Gliedmaßen gekennzeichnete Reaktion auf die lokalen Reize zu antworten (Beine, Flügel, Stachel), während die den typischen Insektenschlaf kennzeichnende Mandibularstarre (die man vielleicht mit einem gewissen Rechte in Parallele setzen könnte mit unserem Schließen der Augen während des Schlafes!) bis kurz vor dem Erwachen anhält.



Fig. 29. Asilide, die Verlängerung einer Extremität darstellend, horizontal.

14. Die den eigentlichen Schlafzustand einleitenden Erscheinungen und namentlich die Vorgänge beim Erwachen machen den Ein-

druck von charakteristischen Schlaferscheinungen, ähnlich denen, die auch bei schlafenden Wirbeltieren vorkommen.

15. Der Schlaf der Insekten und das „Sichtotstellen“ sind zwei grundverschiedene Erscheinungen.

c. Besonderes Verhalten in Verbindung und als Begleiterscheinung des Schlafes.

16. Bei einer großen Zahl von Insekten (Hymenopteren) mit ausgeprägten Schlaferscheinungen setzt die Art der Stellung und die Wahl des Ortes bzw. des Schlafplatzes eine gewisse vor-



Fig. 30. Asilide, unweit einer Stengelspitze, Abdomen in rechtem Winkel.



Fig. 31. Asilide, an Stengelspitze, gleichsam ein Ästchen bildend.

bereitende, vorsorgende Handlungsweise voraus, durch die Vorkehrungen getroffen werden für eine möglichst zweckmäßige, schutzgewährende Schlafeinrichtung, die häufig durch die Nachahmung lebloser Gegenstände, z. B. an Stengelspitzen usw. ihren Ausdruck findet.

17. In gleicher Weise lassen das nächtliche Sichzusammenschließen und Vergesellschaften zu Schlafgenossenschaften gewisser, sonst solitär lebender Hymenopteren und das oft über große Zeiträume sich erstreckende allabendliche Wiederaufsuchen der gleichen, gewohnten Schlafstätte auf eine vorbereitende Handlungsweise schließen, die wahrscheinlich ebenfalls Schutzzwecken dient.

18. Der Umstand, daß bei den Hymenopteren und unter diesen wieder bei den solitären Immnen, welche physisch und psychisch zu den leistungsfähigsten Insekten gehören, die Schlaferscheinungen die ausgeprägtesten Formen annehmen und die mit dem Schlafzustande verbundenen Vorgänge am charakteristischsten sind und sich den entsprechenden Erscheinungen höher organisierter Tiere am weitgehendsten anschließen, erlaubt die Folgerung, daß die Schlaferscheinungen auch bei den Insekten in erster Linie als eine Reaktion des Nerven- (optisches Organ) und Muskelsystems (Flugorgan) anzusehen ist, welche Erholung bringt und vielleicht auch in spezifischer Weise (physiologisch) zu erneuter Arbeitsleistung vorbereitet.



Fig. 32. Asilide, an Stengelspitze.

Wir sehen, daß in mehrfacher Beziehung diejenigen Charaktere, durch welche der echte Schlaf der Wirbeltiere ausgezeichnet ist, sich bei den Schlaferscheinungen der Insekten, speziell der Hymenopteren, wiederfinden. Diese Charaktere wären hauptsächlich: (relative) Regungslosigkeit, Bewußtlosigkeit, gleiches oder ähnliches Verhalten auf verschiedene äußere Einflüsse (Licht, Annäherung, Berührung), ähnliches Benehmen beim Einschlafen und Aufwachen, Anpassung der Schlafzeit an die, durch den Wechsel von Tag und Nacht verursachten Zeitabschnitte, endlich häufig Erscheinungen, die auf eine den Schlaf vorbereitende Handlungsweise zu Schutzzwecken usw. schließen lassen. Aber während die Mehrzahl der übrigen Begleiterscheinungen, so namentlich die Art und Weise der Reaktionen auf äußere Reize,



Fig. 33 u. 34. Bienenähnliche Dipteren (Syrphiden), mit verbreiterten Tibien des hintersten Beinpaares (Höschen), an gleicher Staude und in ähnlicher Stellung eine Pachodynerusart.

mit den uns, den Schlaf begleitenden, bekannten und geläufigen Vorgängen zu korrespondieren scheint, finden wir in den spezifischen Starrstellungen des Insektes das Moment der — kataleptischen — Muskelanspannung, das gerade unserer gewöhnlichen Anschauung vom Schlaf zuwiderläuft. Wir kennen allerdings gewisse Erscheinungen, die gerade bei Homo sapiens heutzutage häufig von sich reden machen, diejenigen schlafähnlichen Vorgänge die als Folge des Magnetisierens oder Hypnotisierens eintreten, welche manchmal überraschende Resultate fördern und — ganz wie bei unseren Immen! — die bizarrsten, von der normalen Ruhestellung verblüffend stark abweichende Stellungen zeigen. Auch wir sprechen von einem magnetischen Schlaf, von einer, in der Hypnose hervorgerufenen Starre. Für diese bei den Wirbeltiere beobachteten kataleptischen Zustände fehlt uns auch heute noch das klare Verständnis der physiologischen Vorgänge. Sollten wir es hier bei diesem Insektenschlaf, bei diesen „festgebissenen" Bienen und Wespen mit einer Schlafart zu tun haben, bei der ähnliche physiologische Vorgänge statthaben, wie bei dem „magnetischen" Schlaf des Wirbeltieres? Es ist bekannt, das nicht nur der Mensch suggestibel ist für diese Schlafformen, sondern auch bedeutend



Fig. 35. Zwei Dipteren, in einer von der Ruhestellung nicht abweichenden Schlaf(?)-Stellung.



Fig. 37. Dieselbe Cerambycide, wie bei Fig. 36, von der Dorsalseite.

niedriger stehende, psychisch relativ wenig entwickelte Wirbeltiere, z. B. das Haushuhn. Sollte vielleicht dieser Starreartige Schlaf der Insekten ein Vorläufer sein zu unserer jetzigen, vollkommen ausgebildeten Schlafform, bei der, entsprechend der hohen Entwicklung der Psyche bzw. des Nervensystems die ablösenden, austauschenden, auffrischenden Vorgänge vollständiger und durchgreifender, intensiver sein mußten? Solche starrartigen Schlaferscheinungen bei den höheren Wirbeltieren, die als „magnetische" qualifiziert werden, könnten demnach vielleicht als eine atavistische Schlafform aufgefaßt werden, eine Ansicht, die namentlich durch die Annahme, daß heutzutage bei den kaltblütigen Wirbeltieren und namentlich bei den Riesenechsen und -Lurchen früherer Epochen derartige Schlafformen die Regel gewesen wären, eine wesentliche Stütze erhalten würde. Der Umstand, daß die als „magnetisch" bezeichnete Schlafform ausgeprägt passiver Natur ist und erst durch die Einwirkung eines fremden Organismus in Erscheinung tritt, dürfte für unseren Vergleich, bei dem die den Schlaf begleitenden kataleptischen Erscheinungen das wesentliche sind, von nur sekundärer Wichtigkeit sein; man könnte sich vielleicht denken, daß bei den Insekten anstelle der Person ein Objekt trete, d. h. irgend ein äußerer Faktor gewissermaßen als „Magnetiseur" oder „Hypnotiseur" fungierte (z. B. das Licht bzw. das Fehlen desselben).



Fig. 38. Rhipiphoride (Wespenähnlich), mit abstehendem Körper (schemat. Skizze).



Fig. 39. (Odontocera-ähnliche) Cerambycide, Wespenartig, in einer Stellung wie die bei den Ichneumoniden beobachtete (schemat. Skizze).

Dadurch, daß wir diese, bei den Insekten beobachteten Schlaferscheinungen mit einer bereits bekannten und benannten Schlafform vergleichen, sind wir in der Erkenntnis ihres Wesen freilich noch nicht viel weiter gekommen, zumal auch der magnetische Schlaf physiologisch, glaube ich, eine unbekannte Größe darstellt. Es wäre auch zu viel gewagt, wollte ich den Versuch machen, mich weiterhin — und wäre es auch nur spekulativ — mit diesen anscheinend höchst komplizierten Erscheinungen zu befassen. Auf eines sei es mir jedoch gestattet besonders hinzu-

weisen, das ist auf die Bedeutung des Sehorganes, als desjenigen Sinnes, der — schließend von der Suszeptibilität des schlafenden Organismus für Lichtreize bzw. der Abhängigkeit der Schlaferscheinungen von der Lichtmenge — am meisten und am intensivsten affiziert erscheint durch die Vorgänge des Schlafes. Es sind die Sehnerven — zu dieser Überzeugung müssen wir kommen — welche den Schlaf einleiten, die ersten Empfindungen für ein Schlafbedürfnis konzipieren und weitergeben, dem Körper das Signal erteilen, daß



Fig. 40. Spinnende Locustide, (Camptonotus spec.?) innerhalb des zusammengesponnenen Blattes (aufgeschnitten), siehe Text, p. 340.



Fig. 41. Zusammengesponnenes Blatt, in dem eine Locustide (Camptonotus) sich eingeschlossen hat. Siehe Text, p. 340 (schemat. Skizze).

es an der Zeit sei, sich zur Ruhe zu begeben (man denke an die zufallenden Augenlider des müden Menschen!); das gilt, wie wir sahen, auch von dem Schlafe der Insekten. Aber vergleichen wir auch die vermittelnden Organe selbst, die Augen, welche die schlafeinleitenden Eindrücke übermitteln, so finden wir einen nicht unwesentlichen Kontrast, denn neben dem einlinsigen (mit dem Lid verschließbaren) Auge des Wirbeltieres sehen wir

auf der anderen Seite das Fazettenauge des Insektes. Sollten diese so verschiedenartig eingerichteten Sehorgane in irgend einem Zusammenhang stehen mit der Verschiedenheit der Schlafformen dieser beiden so weitgetrennten Tiergruppen? Man stelle sich die Lichteffekte vor, positiver und negativer Art, bei den Insekten und ihre Wirkung auf das Nervensystem, die relativ wenigen Ganglien der Gliederfüßer: viele Augen, wenige Nervenzellen gegenüber dem einen Augenpaar und dem einen Nervenzentrum, dem im übrigen aber außerordentlich fein verteilten



Fig. 42. Eine Phasmide.



Fig. 43. Clavisia spec. (Phasmide) mit dicht angelegten Flügeln und langen Antennen.

Nervensystem der Säugetiere und Vögel. Wäre es nicht denkbar, daß die mit den Augen, den Sehnerven so eng verbundenen Schlafvorgänge je nach der Art und Beschaffenheit des Sehorganes in einer anderen, spezifischen Form zum Ausdruck kämen? Daß all die anderen enormen Verschiedenheiten in der Organisation[1]) der so sehr verschiedenartigen Tiergruppen in der Form und Art des Schlafes ihren Ausdruck finden namentlich auch der verschiedene Gebrauch der Glieder bzw. deren Muskeln, ist meines Erachtens selbstverständlich; man denke nur an die große Verschiedenheit in den Schlaferscheinungen zwischen warm- und kaltblütigen Wirbeltieren, die zweifellos in erster Linie durch die Verschiedenheit

1) Besonders naheliegend wären vielleicht die so wenig entwickelten Zirkulations- und die Blutverhältnisse überhaupt in erster Linie verantwortlich zu machen für die bei den Insekten beobachteten spezifischen Formen der Schlaferscheinungen.

der Respirations- bzw. Zirkulationsverhältnisse hervorgerufen werden. So viel andersartig sind die Erscheinungen, welche bei den kaltblütigen Wirbeltieren mit Schlafzuständen eine gewisse Ähnlichkeit haben, von den Schlafformen der Säugetiere und Vögel, daß wahrscheinlich bei diesen Zuständen nicht einmal eine Empfindlichkeit für Licht zu konstatieren ist und wir auf Grund dieser Tatsache im Zweifel bleiben müssen, ob bei den Kaltblütern überhaupt Zustände, die man mit dem Namen „Schlaf“ bezeichnen kann, vorkommen.



Fig. 44. Myrmeleonide mit rechtwinklig erhobenem Abdomen, am Tage (Nachttier), (schemat. Skizze).

Es müsste auffällig erscheinen, daß, wenn wir den kaltblütigen Wirbeltieren, den nächsten Verwandten der schlafbedürftigen Säugetiere und Vögel, im allgemeinen keine „Schlaffähigkeiten“ zuerkennen könnten, wir für eine große Zahl der um so vieles tiefer stehenden Gliederfüßer überzeugendes Material für das Vorhandensein von ausgeprägten und den höchstorganisierten Tieren ähnliche Schlafformen beizubringen vermöchten. Allein soweit ich bisher diese Tatsache zu übersehen vermag, scheinen die Verhältnisse wirklich so zu liegen und der Insektenschlaf eine Tatsache zu sein, während diejenigen Formen von schlafartigen Zuständen, die bei den kaltblütigen Wirbeltieren zu konstatieren wären, kaum noch Anspruch erheben könnten, in die Kategorie der wirklichen Schlaferscheinungen gerechnet zu werden. So auffällig diese Verhältnisse auf den ersten Blick erscheinen mögen, so verlieren sie doch bei einigem Nachdenken an ihrer überraschenden Wirkung werden verständlicher, wenn wir uns vergegenwärtigen, in welch total verschiedenartiger Weise im allgemeinen die physischen und psychischen Qualitäten bei diesen so enorm verschiedenartigen Tiergruppen verteilt sind. Wie klein und unbedeutend ist doch im Durchschnitt im Verhältnis zur Körpermasse die Psyche bei den häufig trägen, dahin vegetierenden zählebigen[1]) „Kriechtieren“ und „Lurchen“; wie

1) So habe ich namentlich bei Krokodilen, die ich sezieren wollte, erstaunliche, wahrhaft fabelhafte Beweise von Zählebigkeit be-

bedeutend und in die Augen springend das „Seelenleben“, die psychische Energie und Aktivität der flinken, schnell in den Tag





Fig 45. u. 45a. Rhynchote, die trockenen Blütenköpfchen einer Labiate außerordentlich ähnlich sieht (Körper mit spelzartigen Spitzen, bräunlich und strohfarben) und nur auf der Inflorenszenz von Hyptis mutalis gefunden wird. Mimikry. — Lepidopterenlarve, die sich die Blüten und deren Teile auf dem Rücken befestigt und sich damit völlig deckt (Deckmimikry) s. p. 340.

hinein lebenden Insekten: welch ein kolossaler Unterschied der Lebensführung und Lebensäußerungen zwischen den kalten, zum

---

obachtet; und zwar schien der Grad ihrer Widerstandsfähigkeit gegen die lebenszerstörenden Einflüsse — entsprechend der Organisation des Zirkulationssystems — den Graden der Luftwärme zu entsprechen, im umgekehrten Verhältnis; dies gilt sowohl von den Giften (Narcotica) als auch von den mechanischen Tötungsmitteln. Bei den Insekten kann man auf gewisse Gifte eine graduelle Wirkung konstatieren, die mehr oder weniger den psychischen Verhältnissen oder dem Grade der Lebhaftigkeit des Insektes entspricht. Weder bei den kaltblütigen Wirbeltieren noch bei den Gliederfüßern ist — wie man vielleicht zunächst vermuten möchte, allein die Größe, das Körpervolumen maßgebend für den Grad der Reaktion; eine kleine Schildkröte ist etwa ebenso zäh als der über 2 m lange Caiman Paraguays und unter den Insekten stirbt im Zyankaliglase z. B. der mächtige flugschnelle Sceliphron nigripes nicht langsamer als eine sehr kleine Trigonide, während ich beispielsweise den Riesen Titanus giganteus, den ich nie fliegend beobachtet habe, und winzige träge Bruchiden mehrere Stunden lebend im Tötungsglase verharren sah. Es sei gestattet daran zu erinnern, daß ähnliche Verhältnisse auch

weitaus größten Teile an den Erdboden oder das Wasser geketteten langschwänzigen Schleichern und den vielbeinigen, hurtigen, blumenliebenden, geflügelten Sonnentierchen, deren „manuelle" Fertigkeiten und „intellektuellen" Fähigkeiten uns immer und immer wieder in Erstaunen setzten. Bei solch intensiven Lebensäußerungen verdienen die emsigen Arbeiter auch einige Stunden der Ruhe, und wir werden es wohl verstehen können, daß auch sie ein intensiveres Ruhebedürfnis haben, daß auch die Insekten „müde werden und schlafen." . . .

Der Schlaf ist ein Reflex des Lebens und zwar der aktiven Lebensäußerungen, das umgekehrte Spiegelbild



Fig. 46. Melissophila Fiebrigi Brèthes, halb verborgen in Blüte von Borreria spec.

der physischen und psychischen Tätigkeit eines Organismus. Diese Auffassung wird uns das Verständnis gewisser Formen des Schlafzustandes erleichtern, uns auch die Schlaferscheinungen der Insekten erklären helfen, jener artenreichsten aller Tiergruppen, der wir auf Schritt und Tritt begegnen und deren Wesen, deren Leben wir noch so wenig kennen!

Jaguarazapá, Alto-Paraná, Paraguay, 16. Januar 1910.

Karl Fiebrig.

---

bei Säugern und Vögeln beobachtet werden. Ganz besonders möge zum Schluß noch hervorgehoben werden, daß es auch bei den Warmblütern die Tiere, welche die intensivsten Lebensäußerungen an den Tag legen, zu sein pflegen — namentlich wieder die Flieger (Vögel) — welche häufige ausgeprägte Schlafformen zeigen.

Tabelle

über schlafähnliche Erscheinungen bei Insekten[1]).

Die verschiedenen Formen von Stellungen, in denen schlafende Insekten beobachtet wurden, lassen sich etwa folgendermaßen einteilen:



Fig. 47. Odynerus spec. quer (schemat. Skizze).

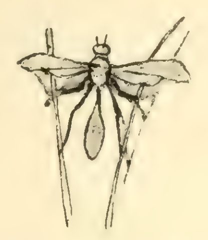


Fig. 48. Ichneumonide zwischen zwei Grashalmen (schemat. Skizze).

1. **Vollstarre:** Festgebissen, Beine (und Flügel) meist am Körper, Körper gestreckt; nur mit den Mandibeln den Stützpunkt berührend.



Fig. 49. Microlepidoptere (Uraniide) an trockenem Ast, gleiche Art in Ruhestellung mit ausgebreiteten Antennen und in Schlafstellung (?), mit anliegenden Antennen, der Körper einen abgebrochenen Ast darstellend.

1) Mit Photographien in situ mit Ausnahme der Nummern: 6, 9, 10, 12, 14, 17, 20, 21, 23, 26, 38, 39, 41, 44, 47, 48; diese sind schematisierte Skizzen ex memoria.

A. Frei schwebend in einer, mit der Schwerkraft scheinbar nicht in Einklang zu bringenden Lage. Körper in einem (mehr oder weniger großen, meist etwa rechten) Winkel zum ± senkrechten Stützobjekt.

a) Der Stützpunkt ist eine Extremität (Spitze von Stengel usw.). Körper entweder mit dem distalen Ende des Stützobjektes gerade abschließend oder eine Verlängerung dazu bildend.

α) Dorsoventrale Lage normal:

Die Hymenopteren: Hypanthidium flavomarginatum (5)[1], Megachile curvipes (4), Dianthidium tigrinum (2), Dianthidium sp. (1), Tetrapaedia diversipes (viermal, je ein oder mehrere an einem Busche, im ganzen 10 Individuen), Tetrap. clupeata (einmal zusammen mit zwei weiteren Individuen an wagerechtem Zweige [siehe unter 2 b α a_2], Tetrap. diabolica Schrottky (Fig. 1: typische Stellung der Tetrapädien, in Haufen bunt durcheinander), Coelioxys vidua (11), Pachodynerus praecox (1), Pach. brevithorax (1), Pach. sp. (in verschiedenen Haltungen an Infloreszenz einer Cyperacee: Fig. 2 fanden sich mehrfach am gleichen Platze ein), Eutypus separatus, Nomade costalis. Verschiedene Apiden (9), eine Ichneumonide und Nr. 60 und 7546[2]) (Verlängerung eines horizontalen Stengels, Flügel gespreizt!)



Fig. 50. Blattähnliche Lepidoptere.

β) Ventralseite nach oben gerichtet (upside down).

Die Hymenopteren: Pachodynerus validus Brèthes (zwei, einmal an Spitze eines Palmendornes: siehe Skizze), Ammophila fragilis, ferner Odynerus sp. (in dicht bewaldeter Schlucht, nur

---

1) Die eingeklammerten Ziffern hinter den Namen geben an wie viele Male diese Art in der betreffenden Stellung gefunden worden ist; häufig war das Insekt jedes Mal in mehreren Exemplaren zur Beobachtung gekommen.

2) Die Nummern korrespondieren mit bisher noch nicht bestimmten Arten (Tagebuchnummern).

30 cm über dem Boden; Abdomen im rechten Winkel zum Thorax (Fig. Nr. 3).

γ) Quer herum.

Eine Hymenoptere (siehe Skizze Fig. 47).

b) Nicht an einer Extremität des Stützobjektes.

α) Dorsoventrale Lage normal.

Die Hymenopteren: Hypanthidium [flavomarg. (18 mal, öfters mehrere bis 12 an einer Staude), Megachile curv. (4), Meg. sp. (7 an einem Busch), Tetrapaedia diversipes (4 mal, 2 mal in größerer Zahl an einem Zweige — 10 + 8 —), Tetr. nigripes, Eurytis velutina (2), Bombus carbonarius, B. cayennensis, Pachodynerus validus (2). Eumenes laeviventris (4 Individuen an einem Stengel davon eins dorsoventral verkehrt), Argenioides marginicollis, Polybia sericea (4 mal, davon einmal an Grashalmen 2 Individuen einander gegenüber, so daß die Längsachsen ihrer Körper eine gerade Linie bildeten; Traumatomutilla colorata und Gorytes bifasciatus (Flügel schräg seitwärts). — Ferner andere Bienenarten mehrfach, zu 7, 5, 4, 1 an einem Stengel, einmal 3 Individuen an einem Punkte sich sternartig in einer Ebene gegenüberstehend. Protodiscoelis Fiebrigi Brèthes wurde am 18. Januar zu mehreren hundert Individuen in Reihen an Gräsern (die von deren Gewichte herabgezogen waren) am Rande eines stehenden Wassers zum ersten Male beobachtet (Fig. 4) und in gleicher Weise in größerer oder geringerer Zahl bis Mitte April am gleichen Platze. Außerdem Nr. 97, 46, 140 (2), 7346, 7411 (mehrere nebeneinander), 7460, 5036a (Blattunterseite, Beine gestreckt abwärts). Nr. 5928 und Anthidium sp. (siehe Photographie Fig. 2): die Tiere kehrten jeden Abend genau an denselben Platz und an dieselbe Stelle zurück, beobachtet 5.—15. September) und 6031 (2 Eumeniden übereinander zwischen zwei zu ihnen gehörenden Erdbauten.

β) Ventralseite nach oben gekehrt (upside down).

Die Hymenopteren: Dianthidium Bertoni (einmal 3, das andere Mal 7 an einem Grashalmen), Anthidium latum (3 neben einander), Coelioxys vidua (4 an 2 Orten), Pachodynerus validus, Eumenes laeviventris (2). Discoelius romandinus, Disc. paranensis, Agenioides marginicollis. Polistes actaeon. Außerdem Nr. 6033.

B. Lage des (freien) Körpers in bezug auf das Stützobjekt nicht dem Gesetze der Schwere widersprechend, tatsächlich ruhend, lotrecht sowohl bei horizontalen als bei vertikal gerichteten Stützobjekten.

a) Das Stützobjekt ist eine Extremität.

α) ± vertikal in die Höhe (Kopf stehend):

Die Hymenopteren: Colletes rufipes, Coelioxys vidua, Stictio surinamensis, Seminota marginata (2), Megachile curvipes (4), Parapsamythia paraguayae (Grasinfloreszenz, mehrere Individuen eines über dem anderen). Ferner eine Ichneumonide (7458), Centris sp. (Fig. 6: zwei Individuen genau gegenüber) und die in Fig. 7 wiedergegebene Imme Dianthidium sp.

β) ± lotrecht abwärts hängend:

Die Hymenopteren: Pachodynerus brevithorax, Tachytes fraternus, Discoelius Hilarianus (mehrere an Grasinfloreszenz), Nr. 7398, 7347 (Flügel gespreizt, Abdomen nach der Seite gebogen), 6162 (Flügel gespreizt), 5446 und 5799.

b) Nicht an einer Extremität des Stützobjektes.

α) ± vertikal in die Höhe gerichtet (Kopf stehend)

Die Hymenopteren: Alastor sp. (Flügel gespreizt, ähnlich wie in Fig. 48), Pachodynerus validus, Eumenes atra, Discoelius romand., ferner Nr. 30.

β) ± lotrecht abwärts hängend:

Die Hymenopteren: Dianthidium Bertoni (6), Tetralonia barbata (3 mal gefunden am 15. Januar 1905, 16. Juni 1905 und 28. Februar 1906, stets an denselben Pflanzenindividuum, ca. 10 Bienen an der Unterseite eines Blattes: (siehe Photographie Fig. 8), Centris nigrita. Eurytis velutina, Thalestria smaragdina, Eumenes gracilis, Discoelius romand., D. hilarianus (siehe Fig. 9: Flügel gespreizt), Pepsis dimidiata, Polybia sericea, Polistes actaeon (3), Melissa maculata. Ferner Nr. 147, 7360 (Beine gestreckt neben dem Grashalm), eine Thynnide (Flügel gespreizt, Abdomen gebogen (siehe Fig. 10), 7310.

2. **Mandibularstarre.** Festgebissen. Beine ruhend auf Stützobjekt. Körper meist gestreckt.

a) Der Stützpunkt ist eine Extremität (Stengelspitze). Körper entweder mit der Spitze des Stützobjektes gerade abschließend oder eine Verlängerung (Abdomen) dazu bildend:

Die Hymenopteren: Megachile sp. (2 Beinpaare aufsitzend, das hinterste Paar dem Körper anliegend), Dianthidium Bertoni (9 Individuen an der Spitze einer Staude), Dianth. sp. (Nr. 7563: siehe Photographie Fig. 11), Tetrapaedia sp. (zu mehreren Individuen in ähnlicher Stellung wie 7325), Melipona sp., Pachodynerus validus (3, einmal mit über Stengelspitze gebogenem Abdomen), Discoelius auritulus (Flügel stengelumschlagend, Abdomen abwärts: Fig. 12). Ferner eine andere Discoelius-Art an Grasspitze im Walde mit übergebogenem Abdomen (Fig. 13); 7518*c* (5 Arten bei einander!), Nr. 10, 64, 7396 (Gras), 7366, 6032 und Centris sp. (Fig. 14: Abdomen über die Spitze gebogen), 7969 (quer über Grasspitze, 7515 (Spilothynnus elegans in copula, ♂ und ♀ zusammen eine gerade Linie bildend [Fig. 15]. Dieses Pärchen wurde nacheinander an drei Morgen beobachtet, am 4. Tage war nur noch das ♂ am Platze), Ammophila sp. (Flügel und Antennen dem Stengel anliegend, Abdomen im Winkel von ca. 40° abstehend [Fig. 16]), auch eine Ammophila-Art (1. und 2. Beinpaar umklammernd, 3. gestreckt abwärts [Fig. 17]), 5987 (ca. 10 Individuen auf einem Haufen an Grasspitze), Coelioxys sp. an der äußersten Spitze einer Grasblüte (Fig. 18), 5689 (mehrere Individuen an Grasinfloreszenz, eines hinter dem anderen), 7564 (mehrere Arten von Bienen an Infloreszenz von Hyptis mutabilis [Fig. 19]) und die Tenthredinide Pachylosticta albiventris (Füße auf einem Punkt). Ferner Megachile sp. in Köpchen von Eupatorium sp. (Fig. 20) und Centris sp. an Blattspitze (Fig. 21).

b) Nicht an einer Extremität.

α) Parallel zum Stützobjekt (dessen Längsachse gleich gerichtet mit derjenigen des Insekts).

α_1) Das Stützobjekt ist ± senkrecht (Tier häufig mit Kopf nach unten gerichtet, Kopf stehend):

Die Hymenopteren: Cryptus opacorufus (2 an einem Grashalme), Hypanthidium flavomarg. (2 × 2), Megachile curvipes (17 Individuen; mehrmals saßen die Tiere mit dem ersten [oder 1. und 2.] Beinpaare auf, während die beiden anderen [oder das andere] dem Körper anlagen: ein andermal vier in einer Reihe, eine

dicht über der anderen), Dianthidium tigrinum, Dianth. sp., Tetrapaedia diversipes (1. und 2. Beinpaar aufsitzend, 3. übergeschlagen), T. diabolica (umklammernd, Infloreszenz: 9 Tage lang beobachtet bei täglich steigender Zahl der Besucher von 1. bis 15.), Coelioxys vidua (in großer Zahl an Stengel, eine dicht über der anderen), Pseudolaphropterus paraguayensis (3 Individuen; einmal ♂ festgebissen parallel zu dem herabhängenden ♀; ein anderes Mal in copula: ♀ quer um Stengel in rechtem Winkel zu ♂), Bombus cayennensis, Melipona sp. (?), Ammophila spulenta, Leptergatis Fiebrigi Brèthes (letztes Beinpaar gespreizt). Ferner eine Anzahl von Apiden-Colletes spez. an trockenen Ästen einer Staude, dicht aneinander gedrängt (Fig. 22); weiter Nr. 22, 61, 67, 68, 19, 39 (3), 80, 87, 109, 118, 157 (5), 7402 (ca. 50 Bienen an trockener Infloreszenz einer hohen Staude), 7399 (Grasinfloreszenz), 7359 (mit Beinen umklammert), 7349 (20 Individuen, zum Teil übereinander gelagert, Kopf abwärts), 7307, 7444, 45 (5 Individuen eins unter dem anderen an Grashalme), 94 (an Zweig 4 hintereinander), 7968 (mehrere Tage nacheinander beobachtet an Gras, tagsüber besuchten sie Blüten von Hyptis mutabilis), 7881 (Grasinfloreszenz 20 Individuen), 6034, 6161, 5822 und 5929 (beide mit umklammerten Beinen).

α_2) Das Stützobjekt ist ± wagerecht:

Die Hymenopteren: Hypanthidium flavom., Megachile curvipes (2), Tetrapaedia clypeata (s. unter 1 A a α), Chacoana melanoxantha (mehrere Bienen unweit voneinander), Bombus carb. (2), B. brasiliensis, Melipona quinquefasciata, Melipona (?) sp. (umklammernd), Pachodyn. praecox, Tachytes fraternus (aufsitzend?), Pseudolaphropterus paraguayensis; ferner 2 Ichneumoniden, Nr. 57 (4 p. m. kalt, regnerisch), 32 (3), 55, 113, 115, 146, 8116 (an Blattunterseite 2 Individuen welche 33 Tage zuvor an demselben Busche gesehen wurden), 5296 (an Blatt, Mittelrippe), 4957 (an Unterseite eines Blattes 6 Individuen gedrängt beieinander, die Fläche vollständig bedeckend), 5660 (Blatt), 5699 (umklammernd). Ferner Megachile sp. am Stengelwinkel (Fig. 23).

β) ± rechtwinklig zum Stützobjekt (quer):

Die Hymenopteren: Megachile curv. (4 am Griffel einer Blüte von Ipomoea fistulosa), M. Fiebrigi Schrottky, Pseudolaphr. parag. (2), Dielis campestris (festgebissen?), Ammophila frag. (3 Individuen in ähnlicher Stellung (Fig. 25 a). Am gleichen Busche

eine dieser Sphegide in Gestalt und Färbung außerordentlich ähnliche Diptere in ähnlicher Stellung (Fig. 25), s. unter 3 A. Ferner Nr. 40 (fast herumreichend um Halm), 112 (gleichsam einen Ring bildend um Halm, die beiden Körperextreme sich berührend), 7370 (Infloreszenz Labiata), Angochlora sp. (Fig. 24: an halbtrockenem wagerechten dünnen Zweige einer Staude dicht aneinander, alle kopfabwärts; mehrere Tage hintereinander beobachtet: am ersten Abend traf ich 9, am zweiten 27, am dritten 30 oder mehr Individuen die, da kein Platz mehr an dem wagerechten Aste, die benachbarten senkrechten Teile des Stengels besetzten). Endlich dicht über stehendem Wasser an Halmen schlafenden Tierchen, wie sie Fig. 18 zeigen; sie kehrten wochenlang in größerer und geringerer Zahl auf denselben Platz allabendlich zurück.

3. Keine Mandibularstarre. Regungslose, von der normalen Ruhestellung unwesentlich oder anscheinend garnicht abweichende Stellung usw.

A. Stellung starr, von der normalen Ruhelage abweichend:

Die Hymenoptere Polistes sp. (Fig. 26: hängend mit fast gestreckten Beinen).

Die Dipteren: Eine Bombyliide (Nr. 3284, s. Photogr. Fig. 25 *b*). An einem trockenen Busch bei drei Individuen von Ammophila frag. (s. unten 2 b *β*), in sehr ähnlicher Stellung (als ob die Dipteren festgebissen!) mit ihrer, diesen sehr ähnlichen Körperform — die auffallende Farbenzeichnung ebenfalls gleichartig! — war diese Bombyliide sehr schwer von den Sphegiden zu unterscheiden. Eine ähnliche Bombyliide (4516) in ebenfalls extremer Stellung (Fig. 27). Körper rechtwinklig abstehend vom senkrechten Stengel, Kopf dem Stengel stark genähert — gleichwie „festgebissen" —, 1. und 2. Beinpaar aufsitzend (Füsse dicht beieinander zuseiten des Kopfes), 3. Beinpaar herabhängend, hintere Körperextremität mit extruiertem Begattungsorgan den Stengel berührend, wurde an mehreren Tagen in der gleichen Stellung am selben Platze beobachtet. Eine gleichfalls interessante Stellung einer Bombyliide zeigt Fig. 28 (auch gleichsam wie eine Hymenoptere „festgebissen"). — Syrphiden (?) ca. 15 Individuen auf einer trockenen Staude, je eine in einer Astgabel (Nr. 7538). Asilide (Nr. 7551) an Spitze eines wagerechten Astes, eine geradlinige Verlängerung dazu bildend, Kopf der Astspitze dicht anliegend (wie „festgebissen"), Beine gestreckt nach vorn gerichtet, Füsse aufsitzend, die (längsten) Beine des hintersten

Paares am weitesten nach vorn. In ähnlicher Stellung die Verlängerung einer Extremität darstellend die Asyliden Nr. 7569 (Fig. 29) und Nr. 5661, 5798, 5933 (3) und 6808 (letztes Beinpaar herabhängend). Die Figg. 30, 31, 32 zeigen Asyliden in wieder anderen Posituren (zwei in der gleichen Stellung und am gleichen Platze zwei aufeinanderfolgende Nächte beobachtet.

Eine Syrphide (? mit verbreiterten Tibien des hintersten Beinpaares; Nr. 7566) an trockener Infloreszenz von Hyptis mutabilis mit gespreizten Flügeln, ein andermal gleiche Art in gleicher Stellung [Photogr. Fig. 33: durch die Höschen bienenähnlich, an gleicher Staude und in ähnlicher Stellung wie eine Wespe (Fig. 34)]. Ferner eine wespenähnliche Fliege an einer Extremität (Nr. 8070). Bei den meisten Fliegen erscheinen Schlaf- und Ruhestellungen gleichartig (Fig. 35).

Die Coleopteren: Eine Cerambycide (Nr. 7570) kopfabwärts lotrecht herabhängend an schrägem, trockenen Stengel. Mit den Füßen des letzten Beinpaares befestigt, das mittlere Beinpaar und ein Bein des vorderen Paares nach rückwärts, das andere Bein verdreht am Körper liegend (s. Photogr. Fig. 36 u. 37), um 3 p. m. bei vollem Tageslicht (Nachtkäfer). Diese Cerambycide wurde mehrfach in ähnlicher Stellung (am Tage) beobachtet. Nr. 4961 (2 Käfer auf einem Blatt, auf der Seite liegend, Beine der oberen Körperseite gestreckt rechtwinklig zum Körper. Ferner eine Cerambycide (Nr. 7552) zwischen zwei nebeneinanderliegenden Stengeln hängend, letztes Beinpaar frei abwärts (Skizze) und die wespenähnliche Rhipiphoride (Fig. 38) am Blattstiel, letztes Beinpaar gestreckt frei schräg abwärts und eine (Odontocera-ähnliche) Cerambycide (gleichfalls wespenähnliche) (Fig. 38) zwischen zwei Grashalmen wie gewisse Ichneumoniden, Beine seitwärts gespreizt, Körper lotrecht. — Cryptocephaliden fand ich oft in ähnlichen Stellungen wie gewisse Eumeniden an Extremitäten, mehrmals, wie ich vermute, auch tatsächlich festgebissen.

Andere Insekten: Eine Locustide (Fig. 40, 41), welche sich tagsüber in ein grünes Blatt einschließt, dessen Ränder sie in spinnender Weise verklebt (s. im Text). Eine Phasmide beobachtete ich in der Gefangenschaft sich über Tag neben einigen stabähnlichen ihr in der Form etwas ähnlichen Gegenständen sich zur Ruhe begeben, wo ihre Anwesenheit nicht auffiel (5588). Zwei weitere Phasmiden (Fig. 42 und 43), namentlich die letztere Cla-

visia sp. charakteristisch. Eine Myrmeleonide (Fig. 44) beobachtete ich mermals mit rechtwinklich in die Höhe gerichtetem Abdomen am Tage (Nachttier). Auch Rhynchoten fand ich in exzeptionellen oder konstant wiederkehrenden Stellungen, namentlich einige Raubwanzen; da diese in solchen Fällen aber gleichzeitig durch mimikryähnliche Faktoren ausgezeichnet waren, so lag für mich die Auffassung näher, daß es sich eher um eine Lauerstellung, als um eine Schlaflage handele. Fig 45 zeigt eine der Infloreszenz von Hyptis mutabilis außerordentlich deutlich angepaßte Gestalt. An der gleichen Infloreszenz befindet sich eine Lepidopterenlarve, die sich dadurch ihren Feinden entzieht, daß sie sich Blüten und deren Teile auf dem Rücken befestigt, sich damit völlig bedeckend (Fig. 45 *a*).

B. Stellung normal (Ruhelage).

Die Hymenopteren: Colletes petropolitanus (7 Individuen auf einem Haufen zwischen zwei trockenen Blättern), Prosopis itapuensis (?), Apoica pallida (in einer Spalte an Stamm, um 2 h p. m.: Nachts fliegende Wespe!). Ichneumoniden (4 mal an Unterseite von Blättern mit herabhängenden Abdomen, Flügel der Blattspreite gespreizt aufliegend, Thorax eng dem Blatt anliegend, Beine steil gestellt, bei vollem Tageslicht!). Discoelius Foxii (Flügel gespreizt), Odynerus erythraeus (an Labiate), O. convolutus (Hyptis mut. Blüte), Epistenia scutellata (2 an schrägem Zweig), Tachytes. Ferner Bembidula discisa (stets quer zum Stützobjekt; sehr häufig — ca. 30 mal — beobachtet, oft zu zwei oder mehreren beieinander), Sphex thomae. Ferner Nr. 7335 (zahlreiche Individuen an einem trockenen Ast, 7308 (an einem Mimosenbusch in großer Zahl, je ein oder zwei an einer Knospe), 7362 (4 Mutilliden an Grashalm). An der meist trockenen Infloreszenz verschiedener Büsche: Gorytes Fiebrigi Brèthes (Gras), Odynerus erythraeus und O. convolutus (Labiate), Melissoptila Fiebrigi Brèthes (Inflor. v. Borreria spec.: Photo, Fig. 46), Epistenia scutellata (2 an schrägem Zweige), Tachytes Fiebrigi Brèthes und T. nigricaudus (Composite, je 1 Individuen an 1 Körbchen), 7302 (10 an einer Labiate), 7299 und 7281 (Kompositen, viele Individuen dicht beieinander), Odynerus sp. (Fig. 47). Mehrfach (5 mal) fand ich sehr kleine Immen in großer Zahl an horizontalen Spinnfäden, frei sitzend. Es seien noch erwähnt: Nr. 5581 mit 7—8 Individuen auf einem Haufen zwischen trockenen Blättern, 5641 (dicht nebeneinander an wagerechten Grashalmen), mehrere

Arten an der Unterseite von Blättern, Stämmen usw. mit herabhängendem Abdomen (7544, 148, 6000 usw.). Ferner auf der Seite liegend Eutypus separatus und verschiedene andere; 7459 [Ichneumonide (Fig. 48) mit gestreckten Beinen und gespreizten Flügeln zwischen zwei Grashalmen; endlich Nr. 119 am Blattrand mit einem Beine hängend nach Art gewisser Culiciden [1]).

---

1) Es ist wahrscheinlich, daß in dieser Tabelle die eine oder andere Insektenart als schlafend (in einer „Schlafstellung", angeführt wurde, die in Wahrheit sich nur in einem gewöhnlichen (nicht schlafenden) Ruhezustand befand, so namentlich im 3. Abschnitt, bei dem die für den Schlaf charakteristische Mandibularstarre fehlt, wie ja überhaupt für die Schlaferscheinungen der Insekten außerhalb der Hymenopteren noch keine endgültigen Beweise beigebracht werden können.

Zur Kenntnis des feineren Baues des Hämocöls bei einigen Anneliden.

Von

Anna Dyrssen, Kursk (Rußland).

Mit Tafel XIII—XVI und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Das Material für die vorliegende Arbeit stammt (ausgenommen Amphitrite rubra, die ich aus Neapel erhielt) aus Villefranche und Trieste, wo ich es selbst fixiert habe. Die interessante Art Cirratulus cirratus stand mir stets in reichlicher Zahl zur Verfügung, dank der Freundlichkeit des Direktors der russischen zoologischen Station zu Villefranche, Herrn Dr. M. M. Davidoff, dem ich meinen besten Dank ausspreche. Während meines Aufenthaltes im Sommer 1909 in Trieste sorgte in zuvorkommender Weise der Direktor der zoologischen Station Prof. Dr. C. J. Cori dafür, daß ich das von mir gewünschte Material erhielt. Bei der reichen Auswahl desselben hatte ich Gelegenheit, die jüngeren Exemplare, die ich für die vorliegende Arbeit als das geeignetste Material betrachte, auszusuchen. Siphonostoma diplochaitos, Lagis coreni, Audouinia filigera, Leprea lapidaria — alle diese Formen erhielt ich in Trieste. An den zwei letztgenannten Formen habe ich die wichtigsten Resultate gewonnen. Herrn Prof. Cori sei an dieser Stelle mein aufrichtigster Dank ausgesprochen. Ich habe die Anneliden nach vorsichtiger Betäubung durch schwachen Alkohol (nach Eisig) in Sublimatessigsäure, Langschem Sublimat, Chromsublimatlösung nach Vejdovsky, Gilson, Tellyesniczky fixiert. Sublimathaltige Gemische bewährten sich am besten. Vejdovsky schreibt 1 Teil Chromlösung auf 1000 Teile Sublimat vor ohne die Konzentration der verwendeten Chromsäure anzugeben. Ich brauchte 5 %ige Chromsäure mit gutem Erfolg.

Zur Untersuchung gelangten Querschnitte und frontal und sagittal geführte Längsschnitte. Ich habe mich nur der Schnitt-

färbung bedient. Die beste Färbung ergab Eisenhämatoxylin, Ehrlichsches, manchmal auch Delafieldsches Hämatoxylin; bei Nachfärbung — Orange, van Gieson oder Eosin. Mit anderen Färbungsmethoden hatte ich weniger Erfolg.

Das Thema für die vorliegende Arbeit wurde mir von dem hochverehrten Prof. A. Lang vorgeschlagen und die Arbeit im zoologischen Institute in Zürich ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. Lang möchte ich an dieser Stelle für das Interesse und die Förderung, die er meiner Arbeit angedeihen ließ, meinen innigsten Dank aussprechen.

Ebenso bin ich Herrn Prof. Hescheler Dank schuldig für seine wertvollen Ratschläge und sein freundliches Entgegenkommen, wie auch Fräulein Dr. M. Daiber, Assistentin des zoologischen Instituts.

Meine Kollegen Bernhard Peyer und Johann Wyss hatten die Freundlichkeit meine Arbeit auf Sprachfehler durchzusehen, wofür ich ihnen sehr dankbar bin.

Über den Herzkörper der Polychäten.

Über den Ursprung des Herzkörpers der Würmer, jenes eigentümlichen intravasalen Organs, bestehen verschiedene Meinungen. Der Grund dafür liegt, wie mir scheint, in der Verschiedenheit des untersuchten Materials. Es ist klar, daß ein junges Tier ganz andere Strukturverhältnisse darbieten kann, als ein erwachsenes Individuum. Und diese Verschiedenheit der Meinungen ist wohl darauf zurückzuführen, daß die untersuchten Tiere verschiedenen Alters waren. Selbstverständlich bezieht sich das Gesagte auf die Untersuchung einer und derselben Art.

Vejdovsky (1906) gab eine eingehende Beschreibung des entodermalen Ursprungs des Herzkörpers bei Mesenchytraeus moravicus; seine Abbildung, Fig. 4, wirkt ebenso überzeugend, wie die Erwähnung „wobei es sich in allen Fällen ohne Ausnahme erwies, daß der Vasochord sich der ganzen Länge des Herzens nach hinzieht und hinten mit dem Darmepithel zusammenhängt“. Doch ist damit noch nicht gesagt, daß der Herzkörper der Polychäten auf demselben Wege entstehen muß wie derjenige der Oligochäten; außerdem sind die von Vejdovsky untersuchten Tiere erwachsene Exemplare, und in diesem Falle möchte man die Frage stellen, ob es sich nicht nur um einen sekundären Zusammenhang handelt. Ich neigte zuerst selbst zu der Ansicht

von Vejdovski, da ich an den verschiedenen Schnitten den Eindruck gewann, der Herzkörper liege ganz nahe am Darmepithel, so daß eine Grenze schwer festzustellen war. Um diese Frage zu entscheiden, verfertigte ich eine ganze Reihe von Quer- und Längsschnittserien; jedoch ein direkter Übergang des Darmepithels in den Herzkörper. ließ sich in keinem einzigen Fall beobachten. Dagegen ließ sich bei weiterem Studieren der Schnitte ein deutlicher Zusammenhang mit dem Peritoneum (Cölothel) nachweisen. Um sichere Resultate zu gewinnen, suchte ich die jüngsten Exemplare von Audouinia filigera, die ich zur Verfügung hatte, aus. Sie waren nicht länger als $1\frac{1}{2}$ cm. Bei diesen war anzunehmen, daß die Verhältnisse sich mehr den ursprünglichen näherten. Auf dem Längsschnitt durch ein männliches, geschlechtsreifes, ungefähr 1 cm langes Individuum von Audouinia filigera gewann ich das Bild, das auf Fig. 1, Taf. XIII, wiedergegeben ist. Von den Septen, welchen die Cölothelzellen mit Vorliebe ansitzen, gehen die Peritonealausläufer direkt zum Rückengefäß. Diese Ausläufer verbinden sich mit dem, das Rückengefäß umkleidenden, Peritoneum und setzen sich in den Herzkörper fort. Das Peritoneum der Septen kann auch in direkte Verbindung mit dem Herzkörper treten, wie es auch auf der Fig. 1, Taf. XIII, dargestellt ist. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 2, Taf. XIII) tritt dies noch deutlicher hervor. Ich konnte sogar mit Ölimmersion ($\frac{1}{12}$ Leitz) nicht die geringste Spur einer Grenze zwischen dem einwuchernden Peritoneum und den Herzkörperzellen nachweisen. Die einwandernden Zellen, ebenso wie die Zellen des Herzkörpers, besitzen einen runden Kern mit ziemlich regelmäßig an der Kernmembran verteiltem Chromatin. Beide weisen deutliche Pseudopodien auf, was vielleicht auf ihre Wanderfähigkeit zurückzuführen ist. Auf einem Querschnitte durch ein junges Individuum (etwa $1\frac{1}{2}$ cm lang, mit einer nur ganz geringen Anzahl weiblicher Geschlechtszellen) das weder Rückengefäß noch Herzkörper besaß, kann man auf der Rückenseite eine Sinusanschwellung wahrnehmen, die später in eine Andeutung des zukünftigen Rückengefäßes übergeht (Fig. 3, Taf. XIII). An dieser Stelle, wo das dorsale Mesenterium eine Fortsetzung der Darmsinuswand darstellt und beide gleicherweise vom Cölothel überzogen sind — an dieser Stelle häufen sich die Peritonealzellen in dem angeschwollenen Sinusteil. Vielleicht darf man in diesem Prozeß zugleich auch eine Andeutung der Entstehungsweise des Herzkörpers erblicken? Denn alle Zellen sind unter-

einander gleich und gleichen auch denjenigen, die in Fig. 2, Taf. XIII, dargestellt sind, nur das Plasma färbt sich weniger intensiv. Eine solche Anschwellung des Darmblutsinus bei völligem Mangel des Rückengefäßes wurde von mir nur ein einziges Mal beobachtet; bedarf also infolgedessen einer weiteren Untersuchung und darf nicht verallgemeinert werden.

In 30 aufeinanderfolgenden Querschnitten eines dritten Exemplars von Audouinia filigera habe ich die Entstehung des Herzkörpers verfolgt. Im Darmepithel finden sich zahlreiche Ersatzzellen mit wohlausgebildeten Pseudopodien. Zwei Ersatzzellen lagen an der dem Herzkörper angrenzenden Partie des Darmes, wie es in Fig. 5 u. 6, Taf. XIII, abgebildet ist. Es lag mir die Vermutung nahe, diese Zellen könnten an der Herzkörperbildung sich beteiligen; aber bei der näheren Durchmusterung der vorhergehenden und nachfolgenden Schnitte blieben die Ersatzzellen ihrem Elemente treu. Daher darf man hier den Herzkörper als unabhängig von denselben betrachten. Fig. 4, Taf. XIII zeigt eine kleine Anhäufung der Peritonealzellen auf der rechten Seite des in Bildung begriffenen Rückengefäßes. In dem folgenden (Fig. 5, Taf. XIII) Schnitte wird diese Anhäufung größer, aber zu gleicher Zeit erscheinen, dicht dem Darmepithel anliegend, vier Zellen des Herzkörpers. Der fünfte Schnitt (Fig. 6, Taf. XIII) repräsentiert die erwähnte Anhäufung von Peritonealzellen und erweist sich als ein Herzkörperstrang mit mehr oder weniger regelmäßiger Zellanordnung. Der dem Darme anliegende Teil des Herzkörpers wird größer, die Grenze zwischen beiden ist fast verwischt; doch ist kein Übergang des ersteren in den letzteren vorhanden. Der achte Schnitt (Fig. 7, Taf. XIII) ist besonders interessant. Der rechte Teil des Herzkörpers hat sich schon in den Blutraum verlagert, nur die beiden Endpartien grenzen an das Peritoneum; der andere Teil des Herzkörpers bleibt dem Darme dicht anliegend. Von der rechten und besonders von der linken Seite ziehen sich Plasmazüge (x) zwischen Peritoneum und diesen Herzkörperteil hinein. Links ist es sehr deutlich zu sehen. Es ist leicht, sich vorzustellen, daß diese plasmatischen Streifen ihre Entstehung der Kontraktion des sich abschnürenden Rückengefäßes verdanken, und vielleicht ist dadurch erklärlich, weshalb der Herzkörper seinen Ursprung gerade an dieser Stelle nimmt. Diese plasmatischen Streifen sind vielleicht nichts anderes als die feinen Muskelfibrillen der Darmsinuswand, die infolge der Kontraktion hineingezogen worden sind, um die Bahn für die

wandernden Peritonealzellen darzustellen. Dafür kann auch die Biegung der Muskelwand, die besonders deutlich bei *m* (Fig. 7, Taf. XIII) zu beobachten ist, sprechen. Der 11. Schnitt (Fig. 8, Taf. XIII) stellt uns ein weiteres Stadium dar, wo das Rückengefäß mit dem Herzkörper ausgebildet ist und wo der Übergang des Peritoneums in den Herzkörper besteht. Die Abbildung des 30. Schnittes (Fig. 9, Taf. XIII) zeigt uns das vollständig abgesonderte Rückengefäß mit wohlausgebildetem Herzkörper. Für die Annahme, der Herzkörper entstehe als eine Einwucherung der Sinuswand (ev. Rückengefäßwand) in den Sinusraum (Rückengefäß) selbst kann vielleicht der Umstand sprechen, das manchmal eine sehr deutliche Muskelfibrille aus dem Septum zum Herzkörper läuft ohne irgend welche Unterbrechung zu veranlassen. Mit der Annahme der eben erwähnten Ansicht wäre auch die Herkunft der Herzkörperwand und der sie begleitenden Kerne, die als Muskelkerne dann zu deuten sind, erklärt. Ob nun der Herzkörper durch Einwanderung der Peritonealzellen (die Betrachtung der Figuren 35 und 36, Taf. XXI von PICTON (1898 bis 1899) führen mich zu denselben Gedanken), oder durch Einwucherung des Peritoneums entsteht — in beiden Fällen ist cölothelialer Ursprung anzunehmen. Was aber den entodermalen Ursprung anbetrifft, kann ich bis jetzt den „Zusammenhang“ mit dem Darmepithel nur in dem Sinne konstatieren, daß der Herzkörper dem Darme dicht anliegen und den Eindruck erwecken kann, als stamme er von dem letzteren ab, doch konnte ich einen direkten Übergang nicht beobachten.

VEJDOVSKY (1906) sagt: „In der älteren Literatur sind mehrfache Angaben enthalten, nach welchen der Herzkörper in direktem Zusammenhange mit dem Darmepithel sich befindet. So fand es ED. MEYER (1882) bei Polyophthalmus pictus, KENNEL (1882) bei Ctenodrilus, JOURDAN (1887) bei Siphonostoma, SCHAEPPI (1894) bei Ophelia, FAUVEL (1897) bei Ampharetiden, PICTON (1898) bei Siphonostoma usw., schließlich vermutet MICHAELSEN (1886), daß der Herzkörper von Mesenchytraeus direkt vom Darmepithel ableitbar sei“.

Ich beginne mit ED. MEYER: „Ein eigentümliches Organ . . . . ragt mit seiner hinteren Hälfte, an deren Ende die breite, mit lappigen Ausläufern ausgestattete Eingangsöffnung in den axialen Kanal sich befindet, in den Darmsinus hinein und ist hier vermittels besonderer, kleiner von den lappigen Fortsätzen ausgehender Muskelbündel am Darmepithel befestigt“.

Es existiert also eine Eingangsöffnung in den Darmsinus; das eigentümliche Organ ist am Darmepithel nur befestigt. MEYER konstatiert keinen anderen Zusammenhang mit dem Darm und gibt keine einzige Abbildung für diese Verhältnisse.

KENNEL (1882) schreibt: „Dieses Organ ist ein solider Zellstrang, festgewachsen, mit ziemlich breiter Basis am Anfangsteil des Magendarmes und zwar nicht in der Mittellinie, sondern etwas nach der Seite gerückt". Also, nur am Magendarm festgewachsen.

„Daß das Organ ein Mesodermgebilde, unterliegt keinem Zweifel und leicht verständlich ist es, wie es bei Ctenodrilus, aus Mesodermzellen entstehend und am Darm festsitzend durch die Kontraktionen des Herzens in dieses hineingezogen wird." Auch spricht KENNEL von einer „kleinen Hohlkugel von Zellen. Woher dieselben stammen, ob auch aus der Wucherung der Mesodermzellen in der Knospungszone oder aus einer lokalen Wucherung des Darmfaserblattes, kann ich nicht entscheiden". „Das wahrscheinlichste ist nach einigen Präparaten, die ich erhielt, daß aus der beschriebenen Anlage nur das rätselhafte Organ des Rückengefäßes hervorgehe."

Aus diesen Zeilen kann man keinen entodermalen Ursprung herauslesen.

Bei der makroskopischen Untersuchung gewinnt JOURDAN (1887) den ersten Eindruck, daß der Herzkörper seinen Ursprung im Darmepithel habe. „J'ai déjà pu, en tenant compte des résultats fournis par la dissection, considérer cette annexe comme un appendice du tube digestif, dont les parois transformées en un vaste sinus pulsatif remplissent le rôle d'un coeur. L'étude histologique de cet organe nous confirme dans cette idée. Les coupes en série sont particulièrement intéressantes (Pl. I, Fig. 3 à 8)." „Cet organe est constitué par une partie centrale, axillaire, qui n'est autre chose qu'un prolongement de la muqueuse stomacale et de sa basale fortement plissée, et d'une membrane conjonctive périphérique." „Je crois que ce coecum épithélial peut être considéré comme une véritable glande annexée à l'appareil digestif." Also „par la dissection" betrachtet JOURDAN den Herzkörper „comme un appendice du tube digestif"; die Schnittserien haben den gewonnenen Eindruck bestätigt. Von diesen Schnittserien — die den wichtigsten Beweis liefern können — gibt JOURDAN Abbildungen (Fig. 3—8,

Taf. I) ab, auf denen beim besten Willen nicht einmal eine Annäherung des Herzkörpers an den Darm zu bemerken ist.

SCHAEPPI (1894) fand bei Ophelia radiata: „An der Ursprungsstelle selbst liegt das Organ dem Darme fast unmittelbar an, indem der trennende Sinus auf eine ganz enge Spalte reduziert ist, ja öfters ist sogar ein direkter Zusammenhang des Organs mit dem Darme wenigstens in den seitlichen Partien zu beobachten". Die Figg. 34, 35, 39, Taf. XIX, die das Gesagte bestätigen müssen, sind leider bei schwacher Vergrößerung abgebildet, und doch kann man aus den Abbildungen keinen anderen „direkten Zusammenhang" erkennen, als denjenigen, daß der Herzkörper dem Darme anliegt. Ganz klar äußert sich über den entodermalen Ursprung des Herzkörpers

FAUVEL (1897). Durch seine eigenen Befunde unterstützt, sagt er, der Herzkörper zweigt sich vom Ösophagus ab und zwar an der Stelle, wo der letztere in den Magen übergeht und wo das Rückengefäß von dem Darmsinus sich absondert. „Cette continuité du tissu du corps cardiaque avec l'épithélium de l'oesophage existe toujours chez l'Ampharète, aussi bien chez l'animal complètement adulte que chez l'animal très jeune." Während FAUVEL gegen die Ansichten von EISIG (1887) und von SALENSKY (1883) sich wendet, indem er sagt: „Neanmoins nous ne voyons pas qu'il (EISIG) apporte des preuves contre la théorie de Horst qu'il rejette pas plus qu'en faveur de celle de SALENSKY qu'il adopte", unterläßt er es leider selbst die wichtigsten Beweise — die Abbildungen — zu geben.

Eine sehr interessante Arbeit von PICTON (1898—99) ist mit schönen Abbildungen ausgestattet, von denen der größte Teil mit Immersion gezeichnet ist. Was die Fig. 23, Taf. XXI — des Herzkörpers von Siphonostoma — anbetrifft, so ist es sehr zu bedauern, daß diese Figur mit nur 85facher Vergrößerung gezeichnet ist. Die feinere Struktur der Anheftungsstelle des Herzkörpers an den Darm ist daher ganz undeutlich. PICTON äußert sich folgendermaßen: „As a matter of fact a series of sections clearly shows that in its posterior part it is attached to the gut and that this connection extends for a considerable distance; on the other hand, no open duct or passage from the one into the other is seen to pierce the gut wall". „These occur irregularly and consist of one or two finely drawnout cells much resembling the muscular cells of the heart wall, to which they are fastened on the one side, whilst on the other they are inserted

into projections of the heart body, which they have pulled out (Fig. 34, Taf. XXI)."

Picton spricht nur von einer Befestigung des Herzkörpers an dem Darm, was durch ein bis zwei fein ausgezogene Muskelzellen geschieht, die der Herzwand angehören können. Die allerdeutlichsten mit Immersion gezeichneten Fig. 35 und 36, Taf. XXI beziehen sich auf den cölothelialen Ursprung des Herzkörpers. Auf einem Sagittalschnitt durch eine Larve von Polymnia nebulosa fand Picton: „In a larva about 1.5 cm in length it has appeared as a cluster of cells with large nuclei in the dorsal vessel". „Even in the living state a cavity can be recognised in it whilst sections show that part at least of this cavity opens directly into the coelom on the ventral side of the heart just anterior to its origin. In other words the heart body is an in-pushing of the heart wall (Fig 36, Taf. XXI). It shows no connection whatsoever with the hypoblast. Later (Fig. 35, Taf. XXI) the open connection wit the coelom appears to be narrowed, and finally obliterated." „The mesoblastic origin being established, the organ may be regarded as Eisig suggests, as of the nature of intravascular chloragogen — that is, as modified peritoneal tissue, primitively clothing the outside of the dorsal vessel but becoming folded so as to lie within it."

Es ist ganz klar, daß Picton nur den mesoblastischen Ursprung des Herzkörpers anerkennt. Bei Siphonostoma konstatiert er nur eine Befestigung am Darme. Aber diese Befestigung (wie auch in den anderen Fällen) ist noch kein Beweis für den entodermalen Ursprung des Herzkörpers. Vielleicht verschulden diese Umstände, sowie auch die unbegründete Homologisierung des Darmdivertikels mit dem Herzkörper die Widersprüche verschieder Forscher. Es ist eine Tatsache, daß der Darmdivertikel von Buchholzia mit dem Herzkörper der Polychäten nichts zu tun hat, sondern eine in das Rückengefäß hineinragende Ausstülpung des Darmes darstellt. Kennel hat junge, noch nicht vollkommen entwickelte Tiere untersucht, und spricht ganz kategorisch für die mesodermale Bildung des Herzkörpers. Picton äußerst bei der Untersuchung einer Polymnialarve entschieden dieselbe Meinung. Es muß betont werden, daß diese Forscher die larvalen Verhältnisse untersuchten, während die anderen nur die erwachsenen Tiere zur Verfügung hatten, und bei den erwachsenen Tieren trifft man oft sekundär veränderte Verhältnisse an.

Aus dieser kurzen Übersicht ist, wie mir scheint, ersichtlich, daß diejenigen Untersuchungen, die für den entodermalen Ursprung irgendwelche Anhaltspunkte geben, unklar sind und nicht durch die Abbildungen gestützt werden (mit Ausnahme derjenigen von VEJDOVSKY), und daß ferner ausschließlich erwachsene Tiere untersucht wurden, bei welchen man nicht sicher sein kann, ob man die ursprünglichen Verhältnisse vor sich hat. Ich möchte noch die Arbeit von STERLING (1908) „Das Blutgefäßsystem der Oligochäten" erwähnen. Es ist sehr wichtg, daß er die mesodermale Entstehung der Klappen bei einem Embryo von Helodrilus (Figg. 41, 42, Taf. XIV) beobachtet hat. Seite 36 sagt er: „Bei sehr jungen Embryonen erscheinen in jedem Segment in der vorderen Körperregion exotropische Wucherungen, welche in das Gefäßlumen eindringen. Diese klappenbildenden Zellen unterscheiden sich von den benachbarten splanchnischen Elementen in keiner Hinsicht; die einen wie die anderen bestehen aus einem mesodermalen Gewebe." Wenn auf diese Weise die Klappen — intravasale Gebilde — entstehen, so liegt es nahe, diesen Entstehungsmodus auch für den Herzkörper anzunehmen, der ja auch ein intravasales Gebilde ist.

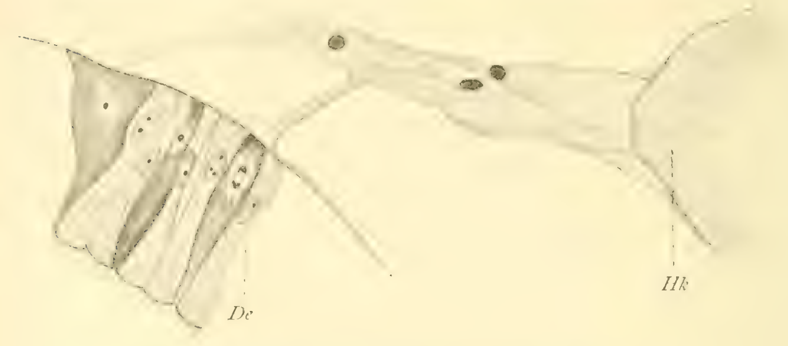
Wenn man objektiv diese strittigen Verhältnisse und die verschiedenen Abbildungen betrachtet, so hat jede hier angegebene Ansicht gewissermaßen Recht, und die Abbildungen von VEJDOVSKY sind an und für sich ebenso überzeugend wie diejenigen von PICTON. Die Verschiedenheit der Meinungen wird bleiben, bis diese Frage embryologisch untersucht sein wird. Nur Untersuchungen, die sorgfältig für beide Gruppen (Oligochäten und Polychäten) von den ersten Stufen ihrer Entwicklung an bis zu dem erwachsenen Stadium einer genügenden Anzahl von Exemplaren durchgeführt werden, können eine Entscheidung herbeiführen.

Histologische Struktur der Herzkörperzellen der Polychäten.

Bei der Beschreibung des Herzkörpers findet man in der Literatur viele strittige Punkte, nämlich: 1. ob der Herzkörper mehrschichtig (CUNNINGHAM, PICTON) oder einschichtig ist; 2. ob er ein Lumen besitzt (MEYER, JOURDAN); 3 ob er am Darme befestigt ist (MEYER, JOURDAN, PICTON u. a.) oder nicht; 4. ob er eine äußere Schicht, das sog. „Endothel", besitzt (PICTON).

Die Beobachtungen an meinen eigenen Präparaten haben mich zu folgender Anschauung geführt.

Der Herzkörper ist einschichtig; als ein mehrschichtiges Gebilde erscheint er, wenn der Schnitt nicht genau senkrecht oder nicht genau median zum Herzkörper geführt wird. Da der Herzkörper vielfach gefaltet und gewunden ist, erhält er meist den Anschein eines mehrschichtigen Organes. Das Vorhandensein oder das Fehlen eines Lumens ist kein konstantes Merkmal. Es kann bald in dem ganzen Organ fehlen, bald nur in einem geringen Teil desselben, bald sehr deutlich der ganzen Länge nach zum Vorschein kommen. Nur bei Siphonostoma habe ich eine Befestigung des Herzkörpers am Darme beobachtet (Textfig. 1).



Textfig. 1. Medianschnitt durch Siphonostoma diplochaetos. Anheftung des Herzkörpers an den Darm. Vergr. 450 : 1.

Diese Tatsache haben schon JOURDAN und PICTON beschrieben. Es sind farblose, durchsichtige Streifen von wenigen Kernen begleitet. Leichte Streifung soll vielleicht auf Vorhandensein der Muskelfasern hindeuten. ED. MEYER fand, daß der Herzkörper von Polyophthalmus pictus mit Hilfe eines Muskelbündels hinten am Darme und vorn an der Gefäßwand befestigt ist.

Die äußere Schicht — „Endothel" — ist inkonstant. Wenn sie fehlt, werden die Herzkörperzellen direkt vom Blute bespült; bald erscheint sie als ein strukturloser Streifen, bald erinnert sie an eine Muskelfaser, die spärlich mit Kernen versehen ist. Vielleicht ist sie nur von den Zellen selbst abgesondert, vielleicht aber sind es die Muskelfasern der Gefäßwand, die mit den einwandernden (oder einwuchernden?) Peritonealzellen mitgezogen worden sind.

Der Herzkörper selbst erscheint als ein breites, vielfach und unregelmäßig gefaltetes Band, das an mehreren Stellen gelappt

oder verzweigt sein kann und zahlreiche, hier und da mehr oder weniger große Unterbrechungen aufweist. Er besteht in der Regel aus zwei Zellreihen, die im Innern einander dicht anliegen, so daß dazwischen kein Raum vorhanden ist; oder es kann auch ein mehr oder weniger breiter Kanal entstehen, dessen Inhalt niemals irgendwelche Färbung, wie das Blut, annimmt. Dieser Kanal kann sich zu einem breiten Raum erweitern, in welchem verschiedene Körnchen eingeschlossen sind. Der Herzkörper ist ein sehr charakteristisches Gebilde; man unterscheidet ihn sofort. Im allgemeinen besitzt er bei den jungen Tieren keinen Kanal; bei den größeren ist ein solcher ziemlich sichtbar und bei ganz erwachsenen kann er von verschiedenen Einschlüssen, vielleicht auch von den Zerfallsprodukten der Herzkörperzellen dicht erfüllt sein. Bei einem ganz jungen Exemplar von Audouinia filigera, wo ich die Herzkörperbildung zu beobachten glaube, sind die Zellen unregelmäßig, enthalten keine oder sehr wenige, gelbe oder braune lichtbrechende Konkretionen. Die Zellen selbst erscheinen amöboid, haben runden deutlichen intensiv sich färbenden Kern. An einigen Stellen konnte man zylindrische Zellen beobachten, die dicht aneinander lagerten (Fig. 10, Taf. XIII), und keine Pseudopodien besaßen. Sie haben einen runden Kern und zahlreiche feine lichtbrechende gelbe Körnchen. Der Kern liegt gewöhnlich basal; die Körnchen nehmen die entgegengesetzte Lage ein.

Der Herzkörper von C i r r a t u l u s c i r r a t u s besitzt ein deutliches Lumen (Fig. 11, Taf. XIII); die Körnchen treten in größerer Zahl auf und bilden oft Haufen. Die Kerne lagern basalwärts, ihr Chromatin ist deutlich. Ganz erwachsene Exemplare von S i p h o n o s t o m a d i p l o c h a e t o s besitzen der ganzen Länge nach einen wohl ausgebildeten Kanal. In den sehr regelmäßig angeordneten Zellen befinden sich wenige und nur kleine gelbe lichtbrechende Körnchen (Fig. 12, Taf. XIII). Die großen runden Zellkerne sind sehr intensiv gefärbt; sie lassen kein deutliches Chromatin unterscheiden. Die Kerne sind dem Kanal zugewendet, im Gegensatz zu denen bei Cirratulus. Große, blasse, mit Pseudopodien versehene Zellen befinden sich überall in großer Zahl; sie sind mehr oder weniger deutlich und besitzen eben solche Kerne wie die Herzkörperzellen.

L e p r e a l a p i d a r i a hat einen unregelmäßig ausgebildeten Herzkörper, der sich merkwürdigerweise nur in dem vorderen Körperteil, fast in der Kopfregion ausgebildet hat. Die Zellkerne sind zerstreut (Fig. 13, Taf. XIII). Die Zellgrenzen sind, den anderen Formen gegenüber, wenig deutlich. Die pseudo-

podienbildenden Zellen fehlen nicht. Am unregelmäßigsten aber erschien die Struktur des Herzkörpers bei Lagis koreni, wo die Zellen eine ganz abweichende Gestalt haben (Fig. 14, Taf. XIII). Die gelben Körnchen sind nur vereinzelt. Die Kerne sind groß und schön mit sehr deutlichem Chromatin, wie es bei keiner anderen Form zu sehen war. Die pseudopodienbildenden Zellen habe ich nicht beobachtet. Färbung nicht intensiv.

Der vielfach gefaltete Herzkörper von Amphitrite rubra erscheint ganz dunkel. Bei der näheren Untersuchung war dieser Umstand nur auf die Kerne und die massenhaft vorkommenden Einschlüsse zurückzuführen (Fig. 15, Taf. XIII). Runde, mit deutlichem Chromatin versehene Kerne lagen unregelmäßig; die Zellgrenzen waren sehr undeutlich. Gelbe, lichtbrechende Körnchen von verschiedener Größe waren so zahlreich, daß die Kerne manchmal vollständig verdeckt waren und ich eine besonders günstige Stelle aussuchen mußte, um die Zeichnung zu machen. Auf den dünnen Schnitten erscheinen viele pseudopodienbildende Zellen, welche bei dieser Form auch gelbe Körnchen enthielten. Der Kern erscheint stets rund mit deutlichem Chromatin. Ein völlig erwachsenes Exemplar von Cirratulus cirratus besitzt einen Herzkörper, der unregelmäßig gestaltet ist. Im Innern birgt er das „Gewebe“, das Picton „Medulla“ nennt. Mir scheint, es sei nichts anderes als die braunen und gelben Körnchen von verschiedener Größe, und die ausgestoßenen, abgestorbenen Herzkörperzellen. Wenn der Schnitt richtig die Medianebene getroffen hat, so ist doch nur eine Schicht von Zellen — „Cortex“ von Picton — wahrzunehmen. Diese Schicht ist unregelmäßig, ohne deutliche Zellgrenzen (Fig. 16, Taf. XIII). Das Zellplasma selbst hat eine leichte Neigung zur netzartigen Struktur. Die Kerne sind zerstreut, besitzen sehr deutliches Chromatin. Die gelben Körnchen sind klein und überall in den Zellen zerstreut; sie erreichen aber nicht so große Dimensionen, wie diejenigen der „Medulla“. Die pseudopodienbildenden Zellen sind in geringer Zahl zu beobachten. Eine derselben ist daneben abgebildet. Was besonders auffallend ist, das sind die großen, chitinartigen Einschlüsse in der „Medulla“, die Picton „oatshaped bodies“ nennt, von denen ich später zu reden habe, und die „Kerne“, welche einem strukturlosen Streifen aufsitzen. Es hat den Anschein, als ob die Herzkörperzellen sich von der „Medulla“ abgrenzen wollten. Wo der „kernhaltige“ Streifen fehlt — was meist der Fall ist — grenzen die Herzkörperzellen direkt an den inneren

Inhalt. Diese „Kerne" sind sehr intensiv gefärbt und liegen bald unregelmäßig in größerer Anzahl, bald einzeln dem Streifen an und bald zerstreut zwischen den blasigen Zellen der „Medulla". Dieses Verhalten, das ich nur einmal beobachtete, ist mir ganz unklar geblieben. In dem Herzkörper eines anderen Cirratulus cirratus fehlten die lichtbrechenden Körnchen vollständig. Das Plasma bildete ein Maschenwerk, in dem basalwärts ein großer runder Kern mit Kernkörperchen und mit deutlichem Chromatin lag. Von der basalen Wand der Zellen erhoben sich deutlich Parallelstreifen im Zelleib, die über den Kern hinaus verliefen (Fig. 17, Taf. XIII). Dieses Bild ist von mir nur in einem Falle beobachtet worden. Irgendwelche äußere Umhüllung des Herzkörpers fehlte ebenso vollständig wie Kerne einer solchen.

Über Cölomocyten und Hämocyten der Polychäten.

Im Cölom der Leprea lapidaria und Audouinia filigera fand ich eine große Anzahl von Cölomocyten. Das Studium solcher frei und seßhaft (wie Klappen und Herzkörper) im Cölom und im Gefäßsystem vorkommender Zellen ist außerordentlich interessant, und je mehr ich meine Präparate betrachtete, desto weniger konnte ich dem Gedanken ihres gemeinsamen Ursprunges widerstehen. Ich griff nach der Literatur über Peritoneum, Cölomocyten, Hämocyten, Klappen und Herzkörper, und fand darin eine Bestätigung. Zunächst will ich eine kurze Zusammenfassung der verschiedenen Meinungen der Forscher geben.

Im Jahre 1864 beobachtete Kupffer die Loslösung der Hämocyten von den Klappen. Dasselbe wird von Vejdovsky (84) und Oka (1894) bestätigt. Diese Tatsache veranlaßte die genannten Forscher in den Klappen den Mutterboden der Hämocyten zu erblicken. Cuénot (1891) und Nussbaum (1895) sprechen für Homologie beider Gebilde.

Spengel (1879), de Bock (1900) finden keinen Unterschied zwischen Hämocyten und Cölomocyten; K. C. Schneider (1902) sagt, der Unterschied sei unscharf; Lang (1903) vermutet einen gemeinsamen Ursprung für diese Zellarten; Freudweiler (1905) leitet die Hämocyten von den Cölomocyten ab.

De Bock sieht den Herzkörper als einen Bildungsherd der Hämocyten an. Cuénot (1891) glaubt umgekehrt, daß die Hämocyten den Herzkörper bilden.

Nussbaum und Rakowsky (1897) betonen die Ähnlichkeit zwischen den Klappen und dem Herzkörper.

Claparède (1873), Eisig (1887), G. Schneider (1899), de Bock finden, daß die Herzkörperzellen den Chloragogenzellen (also den umgewandelten Peritonealzellen) gleichen.

Kennel (1882), Eisig, Picton, Gamble und Ashworth (1900) leiten den Herzkörper direkt von dem Peritoneum ab; Lang schließt sich derselben Meinung an.

Für den peritonealen Ursprung der Cölomocyten, der jetzt sicher festgestellt ist, äußerten sich Cuénot (1891), Schaeppi (1894), G. Schneider (1899), Ed. Meyer (1901), K. C. Schneider (1902), Lang (1903) und viele andere.

Eisig (1887) hält den Ursprung der Hämocyten von dem Peritoneum für sicher.

Sterling (1908), welcher der eben erwähnten Ansicht sich anschließt, hat die peritoneale Herkunft der Klappen beobachtet.

Da die entsprechende Literatur bei Lang (1903) bis 1903 schon berücksichtigt ist, verweise ich auf dieselbe. Von den Arbeiten bis 1903 zitiere ich nur de Bock (1900) und K. C. Schneider (1902).

De Bock (1900) sagt: „Je suis loin de prétendre que l'endothelium du vaisseau ne puisse être de nature cellulaire, mais je crois que l'on s'est souvent trompé en considérant des amibocytes comme des noyaux de la couche intérieure du vaisseau“. Weiter spricht er von „l'identité presque complète de la structure histologique des élements“. Indem de Bock die Hämocyten mit dem Herzkörper vergleicht, sagt er: „on a l'impression que la métamorphose de ces dernieres (der Herzkörperzellen) n'est que la continuation des modifications que nous avons vues se produire dans le corps des amibocytes“. Er findet eine „analogie parfaite des amibocytes du sang avec les lymphocytes coelomiques“. „Ils peuvent même pénétrer dans les tissus“ (d. h. Hämocyten und Cölomocyten). „On a décrit comme cellules appartenant à l'endothelium, des cellules attachées à la face intérieure du vaisseau et y formant de grands proéminences et des cellules pourvues de prolongements variés et se fixant à la paroi vasculaire par de minces pédoncules. Je pense que dans beaucoup de ces cas il s'agit des amibocytes du sang.“ Und in der Tat, wenn man seine Figg. 10—14, 21 vergleicht, findet man keinen Unterschied zwischen

den angegebenen Zellen. In Fig. 31, Taf. XXI stellt uns de Bock eine Cölomocyte dar in dem Momente, wo sie in den Sinus eindringt. Er äußert den Gedanken die Hämo- und Cölomocyten könnten einen gemeinsamen Ursprung haben und sich später differenzieren. Seiner Meinung nach „le corps cardiaque est formé d'amibocytes sanguins".

K. C. Schneider (1902). „Die Lymphzellen finden sich in reichlicher Menge in der Leibeshöhle", „und kommen auch in den Geweben vor, so vor allem im Peritoneum, im Bindegewebe und selbst in den Epithelien". „Lymphzellen . . . . lassen sich aber auch im Epiderm nachweisen." „Im Darmepithel finden sich nicht selten wechselnd gestaltete oft große plumpe Zellen" . . . . „wahrscheinlich handelt es sich um eingewanderte Lymphzellen, also um mesodermale Zellen". Im Epiderm von Lumbricus „basiepithelial liegen in nicht unbedeutender Anzahl Zellen" „deren Form eine mannigfaltige, nicht genauer festzustellende ist. Meist unterscheidet man nur deutlich den kleinen dunklen Kern". „An günstigen Präparaten läßt sich feststellen, daß die Zellen mesodermalen Ursprungs (Fig. 366) sind. Sie durchsetzen die Grenzlamelle und liegen dabei nicht selten in Gruppen beisammen." „Die Zellen repräsentieren vielleicht Lymphzellen, zweifellos aber keine Ersatzzellen der Epidermis, als welche sie gewöhnlich gedeutet werden." Die Fig. 366 von Schneider stellt uns das Einwandern der Zellen in das Epiderm dar. „Beide Endothelien (Cölothel und Vasothel) bestehen fast immer nur aus einer Art von Zellen." „Gleichen Ursprungs mit dem Vasothel erscheint ontogenetisch vielfach der Gefäßinhalt." „Die Unterscheidung von Lymph- und Blutzellen ist eine unscharfe." Nur mit dem Begriff von Vasothel kann ich nicht einverstanden sein. Das übrige stellt ein einheitliches Bild dar, wenn man als Mutterboden aller erwähnten Zellen das Cölothel betrachten will.

In seiner Arbeit, in der Lang (1903) in erschöpfender Weise die Literatur über diese Frage uns darbietet, sagt er: „Die oft weitgehende Übereinstimmung zwischen Hämocyten und Lymphocyten beruht auf dem gemeinsamen Ursprung aus demselben Mutterboden. Es ist demnach nicht so sehr auffällig, daß bei reduziertem Hämocöl die Cölomwand auch gefärbte Lymphocyten (Erythrocyten) liefern kann." „Das den Herzkörper ausfüllende Zellenmaterial ist cölothelialen Ursprungs." Beide Sätze sind sehr wichtig.

Ihren Präparaten nach äußert ARNESEN (1904) die Meinung „daß die Klappen von außen eingestülpt seien". „Wenn man nun außerdem noch die große Übereinstimmung der Klappenzellen mit den Cölomepithelzellen worauf schon mehrere Forscher aufmerksam gemacht haben, in Betracht zieht, wird die Wahrscheinlichkeit dafür noch größer."

FREUDWEILER (1905) findet: „Infolge ihrer amöboiden Eigenschaften vermögen die Cölomocyten sicherlich die dünne Basalmembran zu passieren. Ich glaube mehrmals in die Membran eingelagerte typische Blutzellenkerne gefunden zu haben (Fig. 21); der Wandung außen oder innen dicht anliegende werden häufig gefunden. Eine solche Einwanderung stellt DE BOCKS Fig. 24 dar". [Die betreffende Figur ist bei DE BOCK Fig. 31, Taf. XII.] „Für Oligochäten muß ich, nach den Präparaten zu schließen, den Herzkörper und andere intravasale Gebilde als identisch mit den Amöbocyten des Blutes erklären."

Nach VEJDOVSKY (1905) sind der Herzkörper und die Gefäßwand entodermaler Natur, und die Zellen, welche von anderen Autoren als Hämocyten angesehen werden, stellen nichts anderes als die aus dem Darmepithel auswandernden Ersatzzellen dar. Auf diese Anschauung komme ich noch im Abschnitte über das Gefäßsystem zu sprechen. STERLING (1908) äußert sich für den cölothelialen Ursprung der Hämocyten und verfolgte die Entstehung der Klappen aus dem Peritoneum.

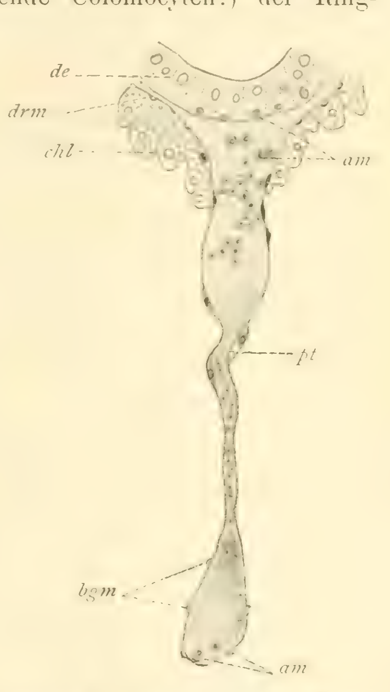
SIJASOW (1909) bringt in seiner russischen Arbeit[1]) eine sehr interessante Figur, die ich hier wiedergebe (Textfig. 2). Leider schenkt er dem Darmepithel selbst wenig Aufmerksamkeit, aber aus der Figur geht hervor, daß er die sogenannten „Ersatzzellen" im Darmepithel und die Hämocyten einfach als Amöbocyten betrachtet.

Bei den Formen, die hier in Betracht kommen sollen, suchte ich diese verschiedenen Zellen zu vergleichen und fand keinen wesentlichen Unterschied zwischen allen diesen Zellarten.

Amphitrite rubra besaß sehr viele, manchmal zu Haufen angesammelte Cölomocyten, die sich sehr intensiv färbten. Meist sind sie rund, mit einem großen runden Kern, ganz wie diejenigen von Leprea lapidaria (Textfig. 3 *d*). Die mit Pseudopodien

1) Beitrag zur Anatomie von Rhynchelmis limosella HOFFM. (russisch). Kasan 1909.

versehenen Cölomocyten (Textfig. 3 *c'''*) waren in keiner Hinsicht von den Hämocyten (*h'*, *h''*) zu unterscheiden. Manche Cölomocyten ebenso die Hämocyten (*h'*) besaßen zwei Kerne (*c'*) oder Chromatin in Form von gekrümmten Strängen (*c''*). Viele Hämocyten schmiegten sich der Gefäßwand an (*h'''*). Die Fig. 18, Taf. XIV stellt uns einen Querschnitt der Darmwand von Lagis koreni Mgm. an der Stelle dar, wo Ringmuskelschicht und Peritoneum des Darmes sich erweitern, um in eine Sinuswand überzugehen. An dieser interessanten Stelle sehen wir zugleich die Peritonealzellen (vielleicht kriechende Cölomocyten?) der Ringmuskulatur aufsitzen, die im Blute flottierenden zwei Hämocyten, eine einwandernde „Ersatzzelle" und daneben die zweite, die bereits eingewandert ist. In bezug auf die blasse Plasmafärbung, sowohl als auch auf die Art der Pseudopodienbildung und Kernverhältnisse, unterscheiden sich alle diese Zellarten ebensowenig voneinander wie eine Peritonealzelle von der anderen. Unter x und y (Textfig. 3) habe ich zwei Hämocyten abgebildet, von denen x einen wurmförmigen Kern hat, der seine Enden dem Beschauer zugewendet hat; Hämocyte y gleicht den Peritonealzellen.

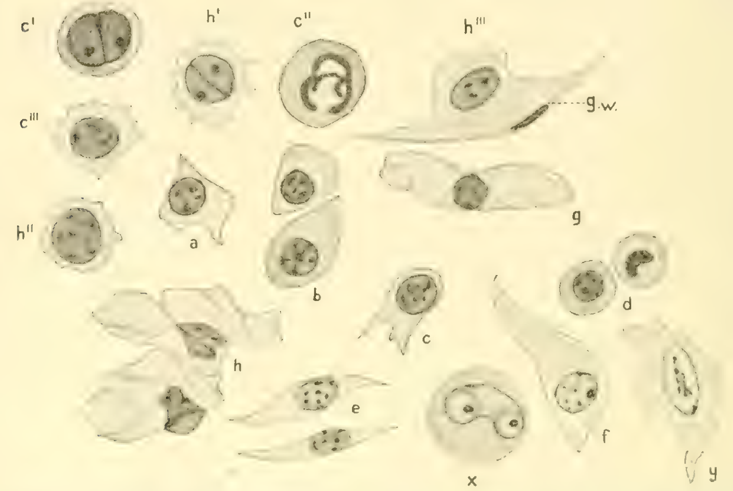


Textfig. 2. Querschnitt durch Rhynchelmis limosella Hoffm. nach SIJASAW. Vergr. 335 : 1.

Audouinia filigera zeigt uns (Fig. 19, Taf. XIV) eine der Sinuswand von innen aufsitzende Hämocyte, die den benachbarten Peritonelzellen vollkommen gleicht. Die Leibeshöhle von Audouinia filigera besitzt sehr reichlich ausgebildeten Peritonalbelag. Auf den Dissepimenten sind die Peritonealzellen sogar zu Haufen angesammelt. Hier sehen die Zellen etwas anders aus, denn manchmal sind sie ganz gelb wegen der lichtbrechenden Körnchen, die sich dort ansammeln. Die Übergangsstufen von den gewöhnlichen Peritonealzellen kann man überall beobachten, wo das somatische Peritoneum in dasjenige des Dissepimentes

übergeht. Manchmal erinnern die Peritonealzellen des Dissepimentes so lebhaft an das Chloragogengewebe, daß ich es sehr gerne „septales Chloragogengewebe" nennen möchte (Fig. 20, Taf. XIV). Die somatischen Peritonealzellen sind meist spindelförmig und vereinigen sich, indem sie mehr oder weniger lange dünne Ausläufer bilden. Der Kern der Cölothelzellen ist durchaus den Kernen der Hämocyten und der „Ersatzellen" gleich. Die Hämocyten von Siphonostoma diplochaetos sind denjenigen von Amphitrite rubra ähnlich

Cirratulus cirratus besitzt in seinen Septalgefäßen und in dem Bauchgefäß Hämocyten, die durchaus den sie umkleiden-



Textfig. 3. Hämocyten und Cölomocyten. *a—h* Cölomocyten von Leprea lapidaria, *c' c'' c'''* Cölomocyten von Amphitrite rubra; *h' h'' h'''* Hämocyten von Amphitrite rubra; *x*, *y* Hämocyten von Lagis coreni. Vergr. 1300 : 1. Oel-Im.

den Peritonealzellen gleichen. Leider verfügte ich nicht über junge Exemplare von beiden letztgenannten Arten. Keine der von mir untersuchten Arten beherbergte in ihrer Leibeshöhle so viel verschiedene Cölomocyten wie Leprea lapidaria (Textfig. 3, *a—h*). Die häufigsten waren diejenigen, die unter *b*, *d*, *c* figurieren. Die mit *g* und *h* bezeichneten Zellen sind wahrscheinlich degenerierte Cölomocyten. Die intensivste Färbung wiesen *b* und *d* auf, wie dies bei Amphitrite rubra auch der Fall ist. Der Kern ist rund oder oval, mit deutlichem Chromatin. Der Peritonealüberzug ist ebenso deutlich ausgebildet, wie bei Audouinia filigera, wobei die Zellen bald mit Hilfe der Ausläufer, bald direkt mit den Zelleibern sich vereinigen. Am interessan-

testen ist aber die Bekleidung der Gefäße und des Darmblutsinus. Man mag sämtliche Septalgefäße in beliebiger Schnittrichtung untersuchen — man erhält keine anderen Bilder, als solche, wie in Figg. 21—30, Taf. XIV dargestellt.

Meiner Ansichst nach liegt hier überall nur eine Zellart vor, ob es sich um die flottierenden Hämocyten oder innen oder außen der Gefäßwand aufsitzenden Zellen oder Cölomocyten handelt. Besonders deutlich sind diese Verhältnisse in Figg. 23, 28, wo einerseits neben dem Gefäß im Cölom befindliche Cölomocyten aufs deutlichste ihre Verwandtschaft zu dem Peritonealüberzug des Gefäßes aufweisen, anderseits nicht den geringsten Unterschied gegenüber den Hämocyten zeigen. Ein paar Schnitte weiter zeigt das betreffende Gefäß seine innere Wandung, die eben solchen Bau aufweist, wie von außen. Schwache Umrisse der Zellen sollen die Gefäßwand von innen darstellen. An sehr kleinen Gefäßen lassen sich diese Bilder auf einem Schnitte verfolgen (optischer Schnitt). Als ich später BERGHS (1900) Beschreibung des Gefäßes bei Ctenodrilus gelesen, war es mir unmöglich, mir das Bild anders vorzustellen, als wie in Fig. 29. BERGH sagt: „Die kleinen dünnwandigen Gefäße sollen ihre Kontraktilität eingebüßt haben". „Dafür bildete sich aber die Wandung der nicht kontraktilen Gefäße in ein neues Gewebe, ein Epithel oder „Endothel" aus." Diesem Epithel schreibt BERGH den „lebhaftesten Austausch von Stoffen zwischen Blut und Geweben" zu. „Die Zellen schließen sich wie Mosaiksteine eng aneinander und lassen durch keine größeren Zwischenräume Flüssigkeit hindurchpassieren." Leider fehlt die Abbildung. Sollte sie aber ebenso aussehen, wie diejenige von mir (Fig. 29, Taf. XIV), so sind es nur Peritonealzellen gewesen, welche die Gefäßwand mit oder ohne Intima bideten und von denen sich bald nach außen (Cölomocyten), bald nach innen (Hämocyten) die Zellen loslösen. Dieses ist übrigens gar nicht unmöglich, wenn man an die Fähigkeit der Pseudopodienbildung bei den Zellen denkt.

OKA (1894) meint, die Hämocyten können leicht „durch die Wand der Gefäße hindurchtreten" und auf solche Weise in das Cölom gelangen. Es wäre aber einfacher, anzunehmen, daß die Hämocyten aus dem Cölothel entstehen und in das Blutgefäßsystem gelangen. Bei der Anwesenheit der Cölomocyten in der Leibeshöhle wäre das Vordringen der Hämocyten ins Cölom nicht recht verständlich. Die Loslösung der Hämocyten von den Klappen

und vom Herzkörper ist, meiner Ansicht nach, noch kein absoluter Beweis für die Annahme, es seien dies die Bildungsstätten der Hämocyten, denn beide Organe stellen nicht immer kompakte Gebilde dar, und im stark kontraktilen Rückengefäße ist es kein Wunder, wenn die Zellen, die etwas locker geworden sind oder daraus hervorragen, vom Blutstrome fortgerissen werden können. Außerdem schließt der eine Modus den andern nicht aus. Wenn die Bildungsstätten der Hämocyten nur in den Klappen und in dem Herzkörper zu erblicken sind, woher sollen dann die gefärbten Cölomocyten bei den gefäßlosen Capitelliden oder Glyceriden, und woher bei denjenigen Formen, die überhaupt keine Klappen, keinen Herzkörper besitzen, stammen? An dieser Stelle möchte ich angeben, was Claparède (1869) von den „Corpuscules du sang" bei Leprea lapidaria sagt: „Un examen attentif enseigne que ces corpuscules sont extravasculaires. Ils apartiennent à la lymphe périviscerale". Cuènot (1891) erwähnt, Leprea lapidaria, die das Gefäßsystem besitzt, habe „en même temps des hématies à hemoglobine dans la cavité generale (accompagnées des amibocytes normaux)".

Obschon ich keine bestimmten Anhaltspunkte habe, um die „Ersatzzellen" als identisch mit den soeben besprochenen Zellarten zu betrachten, käme es mir nicht unerwartet, wenn andere Beobachter eine solche Ansicht äußerten. Vielfach wird das Darmepithel mit der Sinuswand durch Protoplasmaausläufer verbunden; vielleicht geschieht es infolge der Kontraktion bei der Fixierung, wobei die Darmepithelzellen, die keinen Widerstand in dem Blutsinus finden, weil der Sinus einer eigenen Wand entbehrt, dicht der äußeren Sinuswand sich anschmiegen Fig. 31, Taf. XV bei *y*); vielleicht sind daran die „Ersatzzellen" mit den Peritonealzellen schuld. Einen solchen Fall soll die Fig. 32, Taf. XV bei *x* repräsentieren. Die Brücke zwischen dem Darmepithel und Peritoneum weist eine deutliche Plasmastreifung auf, die fächerartig aus dem Peritoneum in das Darmepithel übergeht. Die Ringmuskulatur, die rechts und links sehr deutlich ist, ist hier nicht nachzuweisen. Vielleicht werden bei der Einwanderung von 2—3 Zellen die Muskelfasern etwas auseinandergeschoben, so daß sie an dieser Stelle nicht mehr zum Vorschein kommen. Ich denke, es wäre richtiger, anzunehmen, es seien in das Darmepithel eingewanderte Peritonealzellen (Cölomocyten), als in das Peritoneum eingewanderte „Ersatzzellen". Doch diese Frage muß ich offen lassen.

Was die anderen Zellarten anbetrifft, seien es freie im Cölom oder im Hämocöl flottierende Zellen, seien es sessile, wie Klappen- oder Herzkörperzellen, so kann ich nichts anderes annehmen, als daß es dem Peritoneum entspringende Gebilde sind.

Die Blutgefäßstruktur der Polychäten.

Die Blutgefäßstruktur der Anneliden bietet sehr viel interessantes dar, aber wie schwer die feinere Struktur derselben zu beurteilen ist, ersieht man schon daraus, daß viele Forscher darüber gearbeitet haben, ohne daß bis jetzt einheitliche Resultate erzielt worden wären.

Ich will mich auf zwei Hauptfragen beschränken: 1. Existiert ein Gefäßendothel? 2. Ist die Gefäßwand entodermalen oder meso dermalen Ursprungs?

Auf die Aufführung der Literatur bis 1903 will ich verzichten, weil sie in vollständigster Weise bei Lang (1903) berücksichtigt ist.

An Sagittalschnitten durch Cirratulus cirratus habe ich sehr deutlich verfolgen können, wie die innere Gefäßmembran nur eine Fortsetzung der Grundmembran des Dissepimentes darstellt. Ein solches Bild — und es ist nicht selten anzutreffen — habe ich in Fig. 33, Taf. XV dargestellt, wo die mächtige Entwicklung der bindegewebigen Membran aufs deutlichste hervortritt. Zuerst wollte ich diese Membran als eine Rindenschicht der Muskulatur im Sinne von Vejdovsky (1905) auffassen: dazu wurde ich durch das Bild in Fig. 34, Taf. XV geführt. Bei einem anderen Individuum von Cirratulus cirratus (Fig. 35, 36, Taf. XV) dagegen, sowie auch bei Amphitrite rubra (Fig. 37, 38, Taf. XV) fanden sich in der betreffenden Schicht Zellkerne, welcher Befund eine Deutung im erstgenannten Sinne nicht zuläßt. Die in sehr geringer Zahl vorkommenden runden flachen Kerne sind stark tingierbar und erscheinen im Querschnitt wie im Längsschnitt als längliche flache Gebilde. Oft sehen sie gekrümmt und verkümmert aus. Bergh (1900) hat diese Kerne auch beobachtet, jedoch „nur in den Regionen der Klappen“, bei Lumbricus rip. beobachtete Zürcher (1908) in der Membran von Owenia „in einigen Fällen kleine, etwas flach gedrückte Kerne in einem in den Sinusraum vorspringenden Buckel“. Ich kann nicht sagen, daß die Kerne nur bestimmten Bezirken des Gefäßes zukommen oder daß sie immer in den Sinusraum vorspringen. Man findet sie überall; dabei können sie ebensogut

in den Sinusraum vorspringen, wie auch in der Membran selbst eingebettet sein. Stets haben sie ein anderes Aussehen als die Hämocytenkerne (Fig. 36, 37, Taf. XV) und sind nur an der Membran zu finden, während die Hämocyten bald der Membrane anliegend, bald frei im Blute flottierend vorkommen. Den Muskelkernen gleichen sie ebenfalls nicht. Die Fig. 34, Taf. XV gehört zu derselben Serie wie Fig. 39, Taf. XV, und in der letzten kommen deutlich alle Schichten zum Vorschein, nämlich: die innere Bindegewebsmembran, Ringmuskulatur, Längsmuskelschicht und Peritoneum. Bei der Kontraktion des Rückengefäßes schmiegt sich oft der Herzkörper so dicht der Membran an, daß kein Raum für das Blut bleibt. Die Membran erscheint nicht immer deutlich; manchmal konnte ich sie gar nicht finden; zuweilen ist sie sehr stark ausgebildet. Die Fig. 40, 41, Taf. XV repräsentieren Quer- und Längsschnitt des Bauchgefäßes von Amphitrite rubra, wo diese bindegewebige Membran ansehnlich entwickelt ist; darauf folgt eine Ringmuskelschicht und dieser anliegend die Peritonealzellen. In sehr seltenen Fällen weist die Membran eine leichte, kaum wahrnehmbare Streifung auf, was zu dem Gedanken führen könnte, es handle sich um Längsmuskulatur. Dagegen sprechen jedoch folgende Gründe:

1. In Quer- und Längsschnitten zeigt sich die gleiche Struktur dieser Membran. Es sind weder Fibrillen noch Sarkoplasmen vorhanden.

2. Der Bindegewebsmembran folgt nach außen eine Ringmuskelschicht, dann eine Längsmuskelschicht und endlich das Peritoneum; das letztere kann fehlen.

3. Eine Rindenschicht der Muskulatur oder eine Längsmuskulatur kann sich unmöglich kontinuierlich von den Septen in das Innere des Gefäßes hinziehen und oft auf den Herzkörper übergehen, wo sie den einen Herzkörperstrang von dem anderen abgrenzen würde, wohl aber eine bindegewebige Membran (Fig. 33, 36, 42, Taf. XV).

Aus diesen Gründen komme ich zu der Annahme, daß in den Gefäßen der von mir untersuchten Arten eine bindegewebige Membran existiert. Eine solche Membran hat schon Bergh (1900) bei Lumbricus (Allolobophora) riparius beobachtet. Er beschreibt sie als eine „bindegewebige Grundmembran eines Dissepimentes", die „in die Innenmembran des Rückengefäßes sich unmittelbar fortsetzt", und gibt entsprechende Abbildungen 6, 7 und 8, Taf. XLVIII/XLIX. Meine Untersuchungen mancher Polychäten und besonders der Septalgefäße von Lepra lapidaria sprechen gegen

die Existenz eines Vasothels. Auch die Gefäße von Cirratulus cir. und Audouinia filigera entbehren eines Vasothels. Das spricht gegen CLAPARÈDE (1873): „La paroi du vaisseau possède une couche épithéliale *(cp)*, en dedans et un revêtement péritonéal *(pt')*; en dehors".

In Fig. 21—28, Taf. XIV habe ich 8 verschiedene Querschnitte der Septalgefäße von Leprea lap., die mit Ölimmersion gezeichnet sind, dargestellt. Die Betrachtung dieser Schnitte hat mich zu folgenden Resultaten geführt:

1. Die in großer Zahl im Cölom befindlichen Cölomocyten (Fig. 21, 23 u. 28, Taf. XIV) gleichen vollständig dem Cölothel einerseits und den Hämocyten (Fig. 21—23, 25—27) andererseits; ich habe vergeblich nach irgendwelchem Unterschiede gesucht.

2. An den Figg. 21, 24, 27 sieht man auf das deutlichste, wie die Cölothelzellen ihre Lobopodien in das Lumen des Gefäßes ausstrecken, um dort zu frei flottierenden Hämocyten zu werden, die im Gefäßlumen zu beobachten sind. Dies wird auch durch die Stellung mancher Zellen bestätigt, welche gerade an der Grenze der Intima liegen (Fig. 21—23, 26—28), so daß die Intima hier unterbrochen scheint; in Fig. 28 liegt die Intima über einer in das Gefäß einwandernden Cölothelzelle.

3. Aus diesen Betrachtungen kann ich schließen, daß die Gefäße nur eine Cölothelwandung besitzen, von der sich cölomwärts die Cölomocyten und ins Gefäß die Hämocyten sich loslösen. An manchen Gefäßen kommt eine mehr oder weniger deutlich ausgebildete Intima vor.

Eine solche Auffassung widerspricht den in den Jahren 1905 und 1906 veröffentlichten Abhandlungen von VEJDOVSKY. Er schreibt den Gefäßen eine eigene Gefäßwand zu, die vom Endothel gebildet wird und leitet dieses Endothel vom Entoderm, speziell von den Ersatzzellen des Darmepithels ab. Doch beschreibt VEJDOVSKY auch eine „homogene, cuticulaartige Bindesubstanz", indem er sagt (1905, p. 96): „Dieselben (die Ringmuskelfasern) verlaufen in einer homogenen cuticulaartigen Bindesubstanz, die wohl von den Muskelzellen selbst abgesondert wird. Wir werden dieser homogenen, nicht selten feinstreifigen Intermuskularsubstanz überall begegnen, sie aber nicht im Sinne von LEYDIG und BERGH als Cuticula auffassen". „Als eine kontinuierliche Bindegewebsmembran findet man das Vasothel innerhalb des Bauchgefäßes" (p. 156). Und weil das Vasothel nach VEJDOVSKY entodermalen Ursprungs ist, soll diese Bindegewebsmembran auch entoder-

maler Herkunft sein. In solcher Weise würden wir eine bindegewebige Membran erhalten, die bald dem Entoderm, bald der Muskulatur ihre Entstehung verdankt.

Über die Auffassung von BERGH (1900), nach welcher die Gefäße eine innere Bindegewebsmembran aufweisen, äußert sich VEJDOVSKY folgendermaßen: „Seine (BERGHS) homogene Intima stellt einzig und allein die, die einzelnen Längsmuskelfibrillen umgebende, Rindenschicht dar". Weiter meint VEJDOVSKY, die ganze Längsmuskelschicht trete nur infolge ungenügender Fixierung oder schlechter Differenzierung als eine homogene Membran hervor, anderfalls zeige sie Längsmuskelfibrillen mit Sarkoplasmen. (Die homogene Bindegewebsmembran — wie gesagt — hat VEJDOVSKY auch beobachtet.)

Hiernach gibt es kein Vasothel, sondern eine Rindenschicht, oder Längsmuskelschicht, oder continuierliche Bindegewebsmembran, welche die innere Gefäßwand repräsentiert.

GALVAGNI (1904) bestätigt das Vorhandensein der Intima wie im Rückengefäß, so auch im Bauchgefäß des Ctenodrilus; doch findet er im Bauchgefäß ein Endothel der Intima anliegend. Aus den Abbildungen kann man leider den Bau der Gefäße nicht beurteilen. Vielleicht sind es bloß Hämocyten, die im Bauchgefäß stets zahlreicher zu finden sind als im Rückengefäß, oder der Membran angehörende Bindegewebskerne.

Die Anschauung GUNGLS (1904) über das Vorhandensein der Intima in Gefäßen der Lumbriciden stimmt mit meinen Resultaten überein. Dagegen ist mir die von K. C. SCHNEIDER (1902) eingeführte und von GUNGL verwendete Bezeichnung „Wandungszelle" unklar. Ich greife nur einige Sätze heraus:

„Zwischen den Bindegewebszellen liegen die Muskelzellen (Fig. 5, 6 *mz*, Taf. I), welche die Fasern der mächtigen Ringmuskulatur (*rmf*) liefern. Diesen Zellen hat K. C. SCHNEIDER den Namen Wandungszellen[1]) beigelegt und faßt sie mit Ausnahme des Rückengefäßes auch als Intimabildungszellen auf." GUNGL findet Bindegewebszellen im Innern des Gefäßes (in dem Herzen) und sagt: „Meiner Meinung nach sind sie es, welche die Intima bilden und ernähren". Sie sind „vielfach als Ge-

1) Hier möchte ich bemerken, daß VEJDOVSKY vollständig Recht hat, indem er die SCHNEIDERsche Bezeichnung „Wandungszelle" für „nicht brauchbar" hält und rät, dieselbe durch „Muskelzelle" zu ersetzen.

fäßendothel beschrieben worden". Weiter erfahren wir, daß in den kleinsten Gefäßen die Muskelfasern verschwinden, „so daß nur die Wandungszellen übrig bleiben".

Also die Ringmuskelzelle, die Intimabildungszelle und die Bindegewebszellen im Innern des Gefäßes — dies alles ist unter dem Begriff „Wandungszelle" vereinigt. Diese „Wandungszelle", die bald der Innen-, bald der Außenseite des Gefäßes anliegt, kann Muskulatur wie Intima liefern; sie kann schließlich ihre Muskelfasern verlieren und einzig und allein die Gefäßwand repräsentieren. Die Fig. 5, 6, Taf. I, die bestimmt sind diese Auffassung zu erläutern, beweisen, wie klar der Sachverhalt wäre, wenn man nur auf die Bezeichnung „Wandungszelle" verzichtete.

Bergh, Galvagni, Gungl, Sterling (1908) bestätigen das Vorhandensein der Intima, während Vejdovsky nur das Vasothel anerkennt. Vejdovsky findet:

1. dieses Vasothel entstamme den Entodermzellen;

2. die Hämocyten anderer Autoren seien einfach Vasothelzellen;

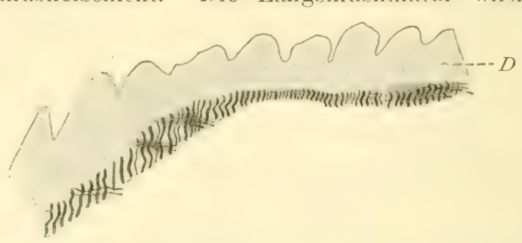
3. es sei „sonderbar, daß Hämocyten niemals innerhalb des Coagulums, immer nur auf der Oberfläche desselben vorkommen". Daß die Hämocyten auch im Coagulum selbst vorkommen beweisen die Fig. 21—23, 25—27, Taf XIV. Ich möchte noch bemerken, Vejdovsky (1905, p. 138) hat Heschelers Beschreibung[1]) des Bauchgefäßes von Lumbriciden falsch gedeutet, indem er sagt: „Dagegen sagt Hescheler weiter, daß noch eine stark rotgefärbte Intima des Bauchgefäßes als besondere Schicht vorhanden ist, die er als Bindegewebe in dem sich in einigen Fällen zugehörige Kerne auffinden ließen bezeichnet". Diese Kerne schrieb Hescheler nicht dem Bindegewebe, sondern der Ringmuskulatur zu.

Jetzt will ich zu dem **Darmrohr der Polychäten** übergehen, das bei allen von mir untersuchten Arten im Darmblutsinus eingeschlossen ist. Zuerst möchte ich einige Worte der Wandung des Darmblutsinus widmen.

Bei Amphitrite rubra (Fig. 37, 38, 43, Taf. XV) und bei Cirratulus cir., wie bei Leprea lapidaria (Fig. 44, Taf. XV), ist der Darmblutsinus manchmal von der Membran umgrenzt; dieses Verhalten ist aber nicht konstant, was die Fig. 45, Taf. XV, Fig. 46, Taf. XVI beweisen. Unter Umständen kann die Membran

1) Bei A. Lang (1903), p. 249—250.

der Darmwand ganz fehlen und der Sinus wird von der Ringmuskelschicht umgeben. Bei Amphitrite rubra (Fig. 43, Taf. XV) wie bei Cirratulus cir. habe ich im Sinus die bindegewebigen Verbindungsstränge zwischen beiden Membranen beobachtet. Zürcher (1908) hat dasselbe für Owenia beschrieben. Es kann auch nur die äußere Bindegewebsmembran (Intima) vorhanden sein, die innere dagegen fehlen. Die Ringmuskelschicht ist stets vorhanden und sehr mächtig ausgebildet. Die Längsmuskulatur fehlt auch nicht, doch ist sie sehr gering entwickelt. Nur bei Siphonostoma dipl. (Fig. 47, Taf. XVI) fand ich die Längsmuskulatur stärker ausgebildet als die Ringmuskelschicht. Die Längsmuskulatur wird nicht immer auf den Längsschnitten getroffen, weil sie durch Bündel, die in einiger Entfernung von einander verlaufen, repräsentiert wird. Dies veranschaulicht die Textfig. 4, die einen schrägen Längsschnitt der Darmwand von Leprea lapidaria darstellt. Der Längsmuskulatur kann das Peritoneum folgen oder ausbleiben, oder es kommt nur durch die Kerne zum Vorschein. Bei Amphitrite rubra habe ich merkwürdige Muskelzellen, die der Ringmuskulatur folgen, gefunden (Figg. 38, Taf. XV, Fig. 48 *mz*, Taf. XVI). Diese Muskelzellen erinnern lebhaft an die intravasalen Myoblasten von Vejdovsky und sind im Peritonealgewebe eingebettet.



Textfig. 4. Längsschnitt durch den Darm von Leprea lapidaria. Vergr. 130 : 1.

Die Längsschnitte durch die Darmwand von Leprea lapidaria zeigen uns folgendes: in Figg. 49—52, Taf. XVI sehen wir, daß die Cölomocyten, Hämocyten und die „Ersatzzellen" des Darmepithels einander gleichen. Die Lage der Zellen, die bald an der Grenze des Darmepithels und des Sinusraumes, bald zwischen dem letzteren und der Ringmuskelschicht sich befinden, führt zu der Vermutung, daß die „Ersatzzellen" durch die Sinuswand eingewanderte Cölothelzellen sind. Nach Vejdovsky soll die Sache umgekehrt sich verhalten, daß nämlich die „Ersatzzellen" das Darmepithel verlassen um das Vasothel der Sinuswand zu bilden. Was die Kerne der Ersatzzellen anbetrifft sagt Sterling (1908): „Es sind ovale, stark tingierbare Kerne, welche gewöhnlich ziemlich dicht der inneren Basalmembran anliegn: das merkwürdigste

ist aber, daß ich solche Kerne auch an der äußeren, der Darmmuskulatur anliegenden Seite getroffen habe". Und DE BOCK (1900): „Mais beaucoup d'entre eux (Ersatzzellen) offrent un aspect identique à celui des noyaux typiques des amibocytes du sang".

Trotzdem schließen die vielen Beobachtungen, welche für die Annahme sprechen, daß die Ersatzzellen zu Darmepithelzellen werden, das Vorhandensein der anderen Zellarten nicht aus. Übrigens möchte ich eine solche Anschauung, daß die Ersatzzellen durch die Sinuswand eingewanderte CöIothelzellen sind, nicht als bewiesene Tatsache auffassen. Ich möchte nur darauf hinweisen, daß für die Herkunft der im Sinus sich befindlichen Zellen, mit oder ohne Ausläufer, auch eine andere Erklärung, als die von VEJDOVSKY vorgeschlagene, gegeben werden kann. Meiner Meinung nach können nur die embryologischen Befunde diese Verhältnisse aufklären.

Das Epithel des Mitteldarmes weist überall Nährzellen und Drüsenzellen auf: außerdem beherbergt es die „Ersatzzellen". Die Nährzellen haben körniges Protoplasma, einen großen Kern mit meist deutlichem Kerngerüst und Nukleolus (Leprea lapidaria, Siphonostoma dipl.). Manche Arten, wie Cirratulus cir. (Fig. 46, 53, Taf. XVI) enthalten in den Nährzellen soviel goldgelbe lichtbrechende Körnchen, daß die mittlere Zone des Darmepithels ganz gelb erscheint. Die Größe dieser gelben Konkretionen ist verschieden. Mitunter bilden sie große Ballen, die in solchem Falle in einer Vakuole liegen.

Sie werden in das Darmlumen entleert, wo sie stets zu finden sind.

Die Drüsenzellen haben verschiedene Größe, je nach dem Quantum des enthaltenen Drüsensekrets. Sie färben sich viel intensiver als die Nährzellen und sind dadurch leicht erkennbar. Ihr Plasma ist meist grobkörnig: manchmal enthält es große Vakuolen (Fig. 46, Taf. XVI). Der Zellkern kann dieselbe Gestalt besitzen wie bei Nährzellen (Fig. 38, 43, Taf. XV) oder mehr oder weniger von derselben abweichen (Fig. 45, Taf. XV), indem er kleiner erscheint und vom hellen Protoplasma umgeben ist. Über die Ersatzzellen des Darmepithels habe ich bereits gesprochen.

Ich habe niemals das Glück gehabt die Darmepithelzellen im Teilungsstadium, wie ein solches so schön von BRAZIL (1904) abgebildet ist, zu beobachten. Aber manchmal fand ich im distalen Teil der Zelle zwei übereinander liegende Kerne (Fig. 38,

Taf. XV), doch fehlen mir irgendwelche andere Anhaltspunkte, um solche Kerne als zwei Tochterkerne aufzufassen. Bei Cirratulus cir. (Fig. 46, Taf. XVI) kommen öfters interessante Epithelzellen vor, die mehrere Kerne beherbergen. Die Kerne sowie das Plasma sind stärker tingierbar als solche einer anderen Epithelzelle. Oft sehen sie flaschenförmig aus, wobei der basale Teil breit ist. Es sind gewiß dieselben Gebilde, die JOURDAN (1887) für Siphonostoma dipl. in Fig. 23, Taf. III abgebildet hat. „Je



Textfig. 5. Vermutliche Parasiten im Herzkörper von Cirratulus cirratus. Vergr. 1300 : 1. Oel-Im.

considère les corpusculus colorés plus fortement que les autres comme des éléments jeunes, non évolués et dont le protoplasma ne possède pas encore les caractères de celui de leurs voisins, devenus adultes, de plus ces cellules souvent réduites à leurs noyaux, au lieu d'être disséminées, sont reunies en petits groupes, serrées les unes contre les autres, presque confondues.“

Von **Parasiten** wurden von mir im Darm und im Cölom die Gregarinen beobachtet. Im Herzkörper des Cirratulus fand ich zahlreiche „Einschlüsse“, deren ich im Abschnitte über den

Herzkörper erwähnte. Picton (1898—99) nannte sie „oats-haped bodies". Vielleicht hat G. Schneider (1896) Recht, wenn er diese „Einschlüsse" als Parasiten auffassen will. In Textfig. 5 gebe ich 9 Abbildungen von solchen „Einschlüssen", von denen mehrere den Eindruck erwecken, als ob es sich um wurmartige Parasiten handelt.

Resumé.

Aus allen hier angeführten Gründen schließe ich folgendes:

1. Der Herzkörper ist ein mesodermales Gebilde.
2. Die Hämocyten stellen eingewanderte Cölothelzellen dar.
3. Die Gefäße wie der Darmblutsinus weisen eine bindegewebige Membran im Innern auf.
4. Es ist nirgends ein Vasothel vorhanden.
5. Die Gefäßwand ist mesodermaler Natur.

Doch können — wie gesagt — nur embryologische Studien in diesen Fragen das entscheidende Wort sprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Arnesen, E., Über den feineren Bau der Blutgefäße der Rhynchobdelliden 1904. Jenaische Zeitschr., Bd. XIV.
2) Bergh, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Über den Bau der Gefäße bei den Anneliden 1907. Zweite Mitteilung. Anat. Hefte. Bd. XV.
3) de Bock, M., Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochétes limicoles 1900. Revue suisse de Zool., T. VIII.
4) Brazil, L., Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides polychètes 1904. Arch. de Zool. exp. et générale, 4 Série, T. II.
5) Claparède, E., Mémoires de la Société de Physique et d'Hist. nat. 1869., T. XX.
6) Ders., Recherches sur la structure des Annélides sédentaires 1873. Mem. d. l. Soc. d. Phys. et d'Hist. nat., T. XXII.
7) Cuénot, L., Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale 1891. Arch. d. Zool. exp. et gén. (2), T. IX.
8) Eisig, H., Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel 1887. Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel, Bd. XVI.
9) Fauvel, P., Les recherches sur les Ampharetiens 1897. Bul scient. d. l. France et d. l. Belgique, 4 Série, T. XXX.
10) Freudweiler, H., Studien über das Gefäßsystem niederer Oligochäten 1905. Jen. Zeitschr., Bd. XL.
11) Galvagni, E., Histologie d. Genus Ctenodrilus 1904. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. XV.
12) Gamble F. W. and Ashworth J. H., The Anatomy and Classification of the Arenicolidae 1900. Quart. Journ. of micr. Science, Vol. XLIII.
13) Gungl O., Anatomie und Histologie der Lumbricidengefäße 1904. Arb. aus d. Zool. Inst. Wien, Bd. XV.
14) Jourdan, E., Étude anatomique sur le Siphonostoma diplochaetos Otto 1887. Ann. du Musée d'Hist. nat de Marseille.
15) Kennel v. J., Über Ctenodrilus pardalis Clap 1882. Arb. aus d. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, Semper, v. 5.
16) Kupffer, C.; Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln 1864. Zeitschr. f. wiss. Zool., v. 14.
17) Lang, A., Beiträge zu einer Trophocoeltheorie 1903. Jena.
18) Meyer, E., Zur Anatomie und Histologie von Polyophthalmus pictus 1882. Arch. micr. Anat., v. 32.
19) Ders., Studien über d. Körperbau d. Anneliden 1901. Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel, Bd. XIV.

20) NUSSBAUM, Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden 1895. Biolog. Zentralblatt, Bd. XV.
21) NUSSBAUM J. u. RAKOWSKY J., Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anat. des Rückengefäßes u. des sog. Herzkörpers bei d. Enchytraeiden 1897. Biol. Zentralblatt, Bd. XVII.
22) OKA, A., Beiträge zur Anatomie von Clepsine 1894. Zeitschr. wiss. Zool., v. 58.
23) PICTON, L. J., On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta 1898. Quart. Journ. of micr. Sci., v. 41.
24) SALENSKY, W., Étude sur le développement des Annélides 1883. Arch. de Biologie, T. IV.
25) SCHAEPPI, T., Das Chloragogen von Ophelia radiata 1894. Jen. Zeitschr. Naturwiss., v. 28.
26) SCHNEIDER, G., Über phagozytäre Organe und Chloragogenzellen d. Oligochaeten 1896. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXI.
27) Ders., Über Phagozytose und Exkretion bei Anneliden 1899. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXVI.
28) SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch d. vergl. Histologie d. Tiere. Jena 1902.
29) SIYASOW, Beitrag zur Anatomie von Rhynchelnies limosella Hoffm. (russisch). Kasan 1909.
30) SOKOLOW, J., Über eine neue Ctenodrilusart und ihre Vermehrung 1911. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XCVII.
31) SPENGEL, J. W., Beiträge z. Kenntnis d. Gephyreen 1879. Mitteilungen Zool. Stat. zu Neapel, Bd. I.
32) STERLING, S., Das Blutgefäßsystem der Oligochaeten 1908. Jen. Zeitschr., Bd. XLIV.
33) VEYDOVSKY, F., System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
34) Ders., Zur Hämocöltheorie 1905. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXXII.
35) Ders., Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie 1906. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXXV.
36) ZÜRCHER, L., Histologie der Körper- und Darmmuskulatur u. d. Hämocöls v. Owenia 1908. Jen. Zeitschr., Bd. XLV.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Frontaler Längsschnitt durch vier Körpersegmente (von 28—31) von Audouinia filigera. Vergr. 160 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch das Rückengefäß von Audouinia filigera Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch Audouinia filigera, eine Sinusanschwellung zeigend. Vergr. 780 : 1.

Fig. 4—9. Halbchematische Querschnitte durch Audouinia filigera. Absonderung des Rückengefäßes.

Fig. 10. Querschnitt durch den Herzkörper von Audouinia filigera. Vergr. 780 : 1.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Herzkörper von Cirratulus cirratus. In den Zellen zahlreiche gelbe lichtbrechende Einschlüsse. Vergr. 780 : 1.

Fig. 12. Längsschnitt durch den Herzkörper von Siphonostoma diplochaetos. Vergr. 780 : 1.

Fig. 13. Längsschnitt durch den Herzkörper von Leprea lapidaria. Vergr. 780 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch den Herzkörper von Lagis koreni Vergr. 450 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch den Herzkörper von Amphitrite rubra. Vergr. 780 : 1.

Fig. 16. Querschnitt durch den Herzkörper von Cirratulus cirratus. Vergr. 780 : 1.

Fig. 17. Herzkörperzelle von Cirratulus ciratus. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 18. Ein Teil des Querschnittes durch den Darmblutsinus von Lagis koreni. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 19. Längsschnitt durch die Sinuswand von Audouinia filigera. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 20. Längsschnitt durch Audouinia filigera. Chloragogenzellen den Septen aufsitzend. Vergr. 780 : 1.

Fig. 21—28. Querschnitte durch Septalgefäße von Leprea lapidaria. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 29. Längsschnitt (etwas schräg) durch ein Septalgefäß von Leprea lapidaria Vergr. 780 : 1.

Fig. 30. Querschnitt durch ein Septalgefäß von Leprea lapidaria. Vergr. 780 : 1.

Fig. 31. Querschnitt durch den Darm von Audouinia filigera. Vergr. 780 : 1.

Fig. 32. Längsschnitt durch den Darm von Leprea lapidaria. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 33. Ein Teil des Längsschnittes durch das Rückengefäß von Cirratulus cirratus. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 34. Längsschnitt durch die Darmwand von Cirratulus cirratus. Vergr. 780 : 1.

Fig. 35. Längsschnitt durch das Rückengefäß von Cirratulus cirratus. Vergr. 780 : 1.

Fig. 36. Längsschnitt durch das Rückengefäß von Cirratulus cirratus. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 37. Querschnitt durch die Darmwand von Amphitrite rubra. Vergr. 555 : 1.

Fig. 38. Längsschnitt durch den Darm von Amphitrite rubra. Vergr. 780 : 1.

Fig. 39. Längsschnitt durch das Rückengefäß von Cirratulus cirratus. Vergr. 780 : 1.

Fig. 40. Querschnitt durch das Bauchgefäß von Amphitrite rubra. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 41. Längschnitt durch das Bauchgefäß von Amphitrite rubra. Vergr. 555 : 1

Fig. 42. Querschnitt durch das Rückengefäß von Amphitrite rubra. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 43. Längsschnitt durch die Darmwand von Amphitrite rubra. Vergr. 450 : 1

Fig. 44. Längsschnitt durch den Darm von Leprea lapidaria. Vergr. 335 : 1.

Fig. 45. Längsschnitt durch den Darm von Leprea lapidaria. Vergr. 780 : 1.

Fig. 46. Längsschnitt durch den Darm von Ciratulus cirratus. Vergr. 780 : 1.

Fig. 47. Querschnitt durch den Darm von Siphonostoma dipplochaëtos. Vergr. 780 : 1.

Fig. 48. Querschnitt durch den Darm von Amphitrite rubra. Vergr. 780 : 1.

Fig. 49—51. Längsschnitte durch die Darmwand von Leprea lapidaria. Öl-Im. Vergr. 1300 : 1.

Fig. 52. Längsschnitt durch die Darmwand von Leprea lapidaria. Vergr. 555 : 1

Fig. 53. Querschnitt durch den Darm von Cirratulus cirratus Vergr. 780 : 1.

Bezeichnungen.

Bg. Bindegewebe.
Bk. Bindegewebskern.
Bm. Bindegewebige Membran.
Cc. Cölomocyten.
De. Darmepithel.
Dis. Dissepiment.
Dm. Dorsales Mesenterium.
Ez. Ersatzzellen.
gC. gelbe Concretionen.
H. Hämocyten.
Hk. Herzkörper.
Lm. Längsmuskulatur.
Mz. Muskelzelle.
P. Peritoneum.
Pa. Peritonealausläufer.
Pk. Peritonealkerne.
Rg. Rückengefäß.
Rm. Ringmuskulatur.
S. Sinus.
Sa. Sinusanschwellung.
Sm. Septalmuskulatur.

Nachtrag.

Meine Arbeit war bereits druckfertig als im Jahre 1911 eine Arbeit von J. Sokolow erschien. Sokolow sagt: „Ein Endothel (Vasothel), welches Galvagni bei Ctenodrilus serratus im Bauchgefäß fand, muß ich bei meiner Art (Ctenodrilus) entschieden verneinen“ (p. 556).

„Als das Wichtigste erscheint, daß es gelungen ist, die Entstehung des Herzkörpers aus dem Mesoderm bestimmt nachzuweisen“ (p. 583). „Die Ansichten Horsts (85) und Beddards (95), welche den Herzkörper als einen Divertikel des Darmes entstehen lassen, sind unhaltbar, denn der Herzkörper steht mit dem Mitteldarm nur in Berührung, hat aber genetisch mit ihm gar nichts zu tun.“ „Der breite Darmsinus, der übrigens nicht immer vorkommt, entsteht dadurch, daß die Splanchnopleura sich von dem Darm abhebt und so ein freier Raum um das Darmentoderm sich bildet.“

Schuppenreste bei Sireniden.

Von

cand. med. **Margarethe Kressmann**, Jena.

Mit Tafel XVII und 16 Figuren im Text.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Jena.)

Die Haut von Siren lacertina zeichnet sich durch eigentümliche Papillen des Corium aus, die eine nähere Betrachtung, namentlich mit Rücksicht auf ihre Bedeutung, verdienen. Diese Gebilde wurden der Ausgangspunkt einer Untersuchung, die ich im Laboratorium der anatomischen Anstalt zu Jena durchführte. Ich möchte gleich an dieser Stelle Gelegenheit nehmen, Herrn Geheimrat Prof. Dr. F. Maurer meinen aufrichtigsten Dank zu sagen für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, für das mir gütigst zur Verfügung gestellte Material und das freundliche Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte. Ferner fühle ich mich Herrn Prof. v. Eggeling zu großem Dank verpflichtet für den Hinweis auf das bearbeitete Thema wie für die gütige Anleitung und Unterstützung, die er mir im Laufe dieser Arbeit zuteil werden ließ.

Was das Material betrifft, so diente für meine Untersuchungen zunächst nur das Exemplar von Siren, an dessen Extremität die Papillenbildung durch Prof. v. Eggeling im Verlauf seiner Untersuchungen über Urodelenknochen beobachtet war. Erst später untersuchte ich zum Vergleich ein zweites Sirenexemplar und schließlich einen Pseudobranchus. Von dem ersten Siren (Gesamtlänge 500 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 335 mm; Fixation in Formol) nahm ich Hautstücke aus den verschiedensten Körperregionen: von Kopf, Nacken, Rücken, Schwanzrücken, Kopfseite, Rumpfseite, Schwanzseite und zwei vom Bauch, vom zweiten Siren (Gesamtlänge 500 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 333 mm, Fixation in Alkohol?) nur vom Kopf, Rücken, Seite und Bauch; vom Pseudobranchus endlich (Gesamtlänge 137 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 83 mm, Fixation in Formol) je ein Rücken- und Bauchstück. Die Hautstücke bettete ich über Benzol in Paraffin

und fertigte 15—20 μ dicke senkrechte Längs- und Querschnitte an, zum Teil auch Flachschnitte. Wegen der Differenzierung des Bindegewebes erwies sich die Färbung nach van Gieson als geeignetste; einige ungefärbte Schnitte gaben besonders guten Überblick über die Pigmentverteilung.

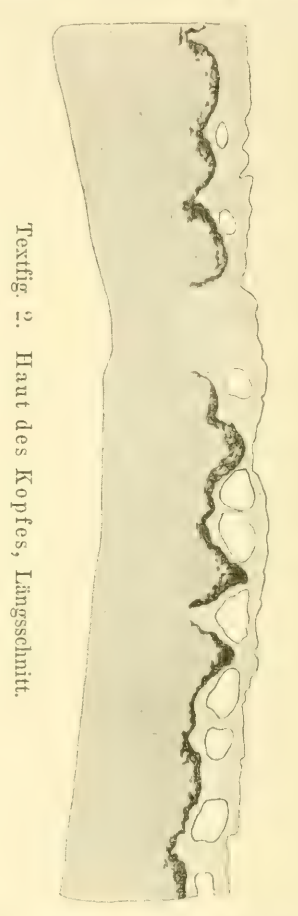
Ich beginne mit der Beschreibung der Befunde an verschiedenen Körperstellen des ersten Sirenexemplares.

Der Aufbau der Kopfhaut zeigt die für Amphibien typischen Verhältnisse. Sie besteht aus mehrschichtigem Plattenepithel, lockerer Coriumschicht, straffer Coriumschicht und subkutanem Bindegewebe. Die Epidermis ist fünf- bis achtschichtig, die tiefsten Zellen sind zylindrisch, die höheren kubisch und gehen allmählich in die oberflächlichste Lage von Plattenzellen über, die nirgends eine Verhornung erkennen lassen. Doch finden sich überall in Abstoßung begriffene Plattenzellen. Gegen den Nacken hin wird die Epidermis niedriger und die Form der tiefst gelegenen Zellen kubisch. Während die Epidermiszellen selbst pigmentfrei sind — nur zwischen den beiden oberflächlichsten Lagen von Plattenepithelien liegt zuweilen feinkörniges Pigment —, finden sich zwischen ihnen eingeschaltet in wechselnder Menge teils rundliche, teils schwach verästelte Chromatophoren von der Größe der umgebenden Epidermiszellen, zwischen die sich ihre Fortsätze erstrecken. Einen wesentlichen Bestandteil der Epidermis bilden ferner Zellen, die etwa viermal so groß sind als die gewöhnlichen Epithelzellen. Ihre Form ist rund oder länglich, der längste Durchmesser steht senkrecht zur Oberfläche. Ihr Protoplasma ist körnig und durch Pikrofuchsin gelbrot färbbar, der Kern kugelig und auffällig klein. Diese als Leydigsche Zellen zu identifizierenden Gebilde treten sowohl in tieferen als in oberflächlicheren Epidermisschichten auf. — Während die bisher geschilderten Merkmale in allen anderen Hautpartien sich wiederfinden, treten in der Kopfhaut allein Bildungen auf, die trotz des schlechten Konservierungszustandes sich doch deutlich als Sinnesorgane kennzeichnen. In einem etwa kugeligen, deutlich gegen die Umgebung abgrenzbaren Bezirk, der die ganze Dicke der Epidermis in Anspruch nimmt, diese sogar stark nach der Lederhaut zu vorgewölbt erscheinen läßt, sind die tiefstgelegenen Epithelzellen zu langgestreckten Fadenzellen umgebildet, die der fibrillären „Basalmembran" aufsitzen und sich konzentrisch zusammenneigen. Ihre Kerne sind ebenfalls gestreckt und liegen in verschiedener Höhe, aber stets in der unteren Hälfte der Zelle.

Mehr zentral finden sich rundliche Kerne, welche kürzeren, gedrungneren Zellen (Sinneszellen?) angehören. Diese schieben sich zwischen die Fadenzellen (Stützzellen?) ein. Gegen das Zentrum werden die Zellgrenzen sehr undeutlich, die Zellen begrenzen einen kleinen, rundlichen, gegen die Basis der Epidermis etwas spitz ausgezogenen Hohlraum. Wie sich die obersten Epidermisschichten hier verhalten, ist schwer zu erkennen. Scheinbar ziehen sie über das in die Tiefe gesunkene Sinnesorgan glatt hinweg, doch ist bei dem wenig guten Konservierungszustand der Epidermis das Vorhandensein eines engen Porus, durch welchen das Sinnesorgan mit der Außenwelt kommuniziert, leicht zu übersehen und daher nicht ausgeschlossen. — Die Begrenzungsfläche der Epidermis nach außen ist ganz eben, gegen das Corium aber leicht gewellt durch die gegen sie andrängenden Drüsen.

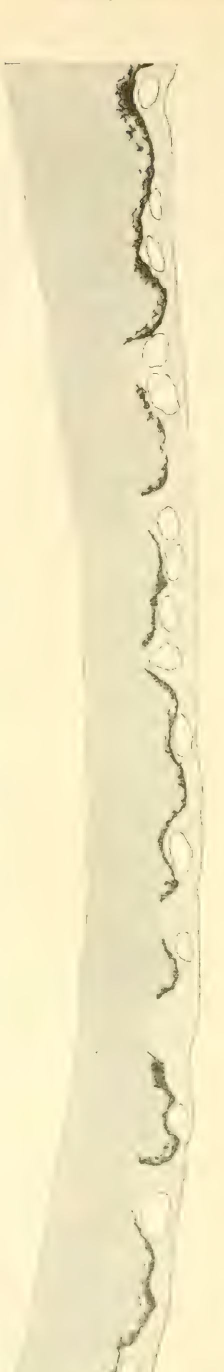
Das Corium läßt stets zwei Schichten deutlich erkennen: eine oberflächliche aus lockerem Bindegewebe und eine tiefere aus derbem, straffem Bindegewebe, welche an das lockere Gewebe der Subcutis grenzt. Das Dickenverhältnis dieser beiden Schichten zueinander wie auch die Gesamtdicke des Coriums ist sehr wechselnd. In der Kopfhaut beträgt sie durchschnittlich 750 μ, wovon 300 μ auf die lockere und 450 μ auf die straffe Schicht fallen. Die lockere Schicht (Taf. XVII) besteht aus sehr lose verwebten, sehr zarten Bindegewebsfibrillen, die bei geringer Mächtigkeit der Schicht einen unregelmäßigen, bei dickerer Schicht wie hier, aber einen ausgesprochen wellenförmigen, zur Oberfläche senkrechten Verlauf haben. Die Fibrillen verdichten sich stellenweise: sie umspinnen die Drüsen in Art einer Tunica propria und begleiten die emporsteigenden Gefäße; an der unteren Grenze der Epidermis bilden sie eine schmale festere Schicht, eine ausgesprochene fibrilläre Basalmembran. Diese oberflächliche Coriumschicht, welche sehr reich an runden und ovalen Kernen ist, setzt sich scharf gegen die tiefere derbe Schicht ab. Letztere besteht aus vielen, der Körperoberfläche und untereinander parallel verlaufenden Lamellen, die in geringen Abständen durch Fibrillen verbunden sind und sich zuweilen spalten. Diese Lamellen erscheinen zunächst homogen, lassen aber bei genauerer Untersuchung eine Zusammensetzung aus Fibrillenbündeln erkennen, welche in der einzelnen Lamelle parallel, in zwei aneinandergrenzenden aber rechtwinklig gekreuzt verlaufen (Maurer). Diese Zusammensetzung ist sehr fest und daher erscheint das straffe Corium stets viel intensiver gefärbt als das lockere. Ein fester

Zusammenhang der Lamellen untereinander wird durch senkrecht aufsteigende Fasern bewirkt, welche von Strecke zu Strecke die ganze Schicht des straffen Coriums durchsetzen, häufig in Begleitung



Textfig. 2. Haut des Kopfes, Längsschnitt.

von Gefäßen oder Nerven. Die schmalen gestreckten Kerne, welche nicht so reichlich wie im lockeren Bindegewebe auftreten, sind den Lamellen peripher angelagert und stellen ihre Längsachse in die Fi-



Textfig. 1. Haut des Kopfes, Querschnitt (Schema). Sämtliche Figuren beziehen sich auf Siren lacertina I. Sie zeigen die tiefe Coriumschicht und die ihr aufsitzenden Papillen in einem dunkeln Ton, die oberflächliche Coriumschicht und die Epidermis ganz hell. An der Grenze zwischen tiefer und oberflächlicher Coriumschicht tritt schwarz die Pigmentverteilung hervor. Die Ringe in der oberflächlichen Coriumschicht zeigen den Umfang der Hautdrüsen. Die oberste Linie entspricht der Oberfläche der Epidermis, oder, dort wo diese fehlte, der Oberfläche der lockeren Coriumschicht. Das Verhalten der Drüsen gibt meist darüber Aufschluß. Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 12 und 16 sind bei 56facher Vergrößerung gezeichnet und die Figuren 1–5, 8—11, 13, 14 auf $^1/_2$, die Figuren 6 und 7 auf $^2/_5$ reduziert.

brillenrichtung ein. Der regelmäßige Verlauf der Lamellen wird nur durch die sie senkrecht durchsetzenden Blutgefäße und Nerven unterbrochen.

Auf der scharf gegen das lockere Corium sich abhebenden Oberfläche der straffen Schicht erheben sich Papillen (Textfig. 1, 2, Taf. XVII), welche aus wirr zusammengeknäuelten Bindegewebszügen bestehen, die in ihrer Struktur mit der tiefen Coriumschicht übereinstimmen: auch sie sind von sehr fester und dichter fibrillärer Zusammensetzung und färben sich ebenso intensiv wie die straffe Schicht. Die nicht sehr reichlich auftretenden Kerne sind ebenfalls gestreckt. Obschon die Papillen der tiefen Schicht aufsitzen, sind sie stets deutlich gegen die oberste Coriumlamelle abgrenzbar, indem diese glatt unter ihnen hinwegzieht und der Zusammenhang nur durch feinere, wenn auch dichte Fibrillen gebildet wird. Blutgefäße, Nerven oder glatte Muskelzellen lassen sich in den Papillen nicht nachweisen. Sie sind von sehr wechselnder Gestalt und Größe, auch in ein und derselben Hautregion. In der Kopfhaut bilden sie breite, flache Kegel und Kuppen, die etwa gleichmäßige Abstände voneinander haben, aber durch gelegentlichen basalen Zusammenhang Gruppen bilden. Ihre durchschnittliche Höhe beträgt 270—300 μ. Sie erheben sich bis dicht an die „Basalmembran" der Epidermis und zerlegen dabei die lockere Bindegewebsschicht in einzelne Partien, welchen die Drüsen eingelagert sind. Häufig liegen diese auch auf den eingedrückten Kuppen der Papillen. Was diese Papillen aber besonders deutlich und auffällig macht, ist eine außerordentlich starke Auflagerung von Pigment, nicht in Form der einzelnen, verästelten Chromatophoren, welche als mehr oder minder kontinuierliche Schicht oder auch Drüsen oder Blutgefäße umlagernd fast regelmäßig in der Amphibienhaut auftreten, sondern als kompakte, dichte schwarze Masse, in welcher einzelne Pigmentzellen nirgends zu unterscheiden sind. Sie bildet eine geschlossene, wechselnd dicke Bedeckung, welche die Papille vollständig gegen das lockere Bindegewebe abschließt, ihre Konturen hervorhebt, sie außerdem schon dem bloßen Auge im mikroskopischen Schnitt deutlich sichtbar macht. Auf der Spitze der Kuppe ist der Pigmentmantel im allgemeinen am dichtesten, gegen die Basis wird er dünner. Während seine Oberfläche mit Ausnahme unbedeutender mikroskopischer Rauhigkeiten glatt ist, löst er sich gegen das Innere in feine Pigmentbälkchen auf, die aber nur geringe, periphere Partien der Papille durchsetzen. Meist hängt die Pigmentbedeckung mehrerer Papillen

basal untereinander zusammen und vereinigt sie zu den schon erwähnten Gruppen. Dadurch sind lockeres und straffes Corium auf größeren Strecken völlig voneinander getrennt und hängen nur an verhältnismäßig kleinen Gebieten zusammen, welche meist von Gefäßen und Nerven zum Durchtritt benutzt werden.

Die Blutgefäße bilden zwei übereinander gelegene Netze. Ein aus größeren Arterien und Venen bestehendes Netz liegt in der Subcutis, die sehr häufig mit Blutkörperchen erfüllte Gefäße im Längs- und Querschnitt zeigt. Aus diesem Netz steigen sie senkrecht durch die Coriumlamellen auf und benutzen die pigmentfreien Zwischenräume zum Eintritt in das lockere Coriumgewebe. Dabei ziehen sie die oberste Coriumlamelle leicht mit empor, und zahlreiche Fibrillenbündel lösen sich aus ihr und strömen gleichsam mit den Gefäßen empor, um sich weiter hinauf aufzusplittern. Trotz genauester Untersuchung wurden Gefäße, die sich im straffen Corium selbst verästeln, nicht beobachtet. Daß sie in den Papillen scheinbar ganz fehlen, wurde schon erwähnt. Das zweite durch die aufsteigenden Gefäße gespeiste Netz, welches die feinsten Verästelungen enthält, liegt im lockeren Corium dicht unter der Basalmembran der Epidermis und tritt namentlich in Beziehung zu den Drüsen. — Den gleichen Verlauf wie die Blutgefäße nehmen die Nerven. Sie sind deutlich in der Subcutis und in der straffen Coriumschicht sichtbar, während sie sich in der lockeren Coriumschicht rasch in feinste Verzweigungen auflösen. Ihre Beziehung zu Drüsen und Hautsinnesorganen ist daher nicht kenntlich.

Die in der Kopfhaut auftretenden Schleimdrüsen (Taf. XVII) sind einfache, alveoläre Einzeldrüsen; sie sind rundlich, meist aber in Anpassung an den durch die Papillen beschränkten Raum leicht abgeplattet, während die Drüsen ihrerseits bei ihrem Wachstum die Epidermis von unten her eingedrückt haben und dadurch deren wellige untere Begrenzungslinie bedingen. Auf der erwähnten bindegewebigen Tunica propria, an deren Innenfläche Kerne von glatten Muskelzellen bemerkbar sind, baut sich das einschichtige Drüsenepithel mit undeutlichen Zellgrenzen auf. Die etwa kubischen Zellen mit durchsichtigem Protoplasma haben kugelige oder abgeflachte Kerne. In dem weiten Lumen ist kein Inhalt nachweisbar. Die Drüsen sind von der Epidermis durch die oben erwähnte fibrilläre Basalmembran und ihre eigene Tunica propria getrennt, nur bei einigen scheint die Bildung eines Ausführganges eingeleitet, indem hier in einem kleinen

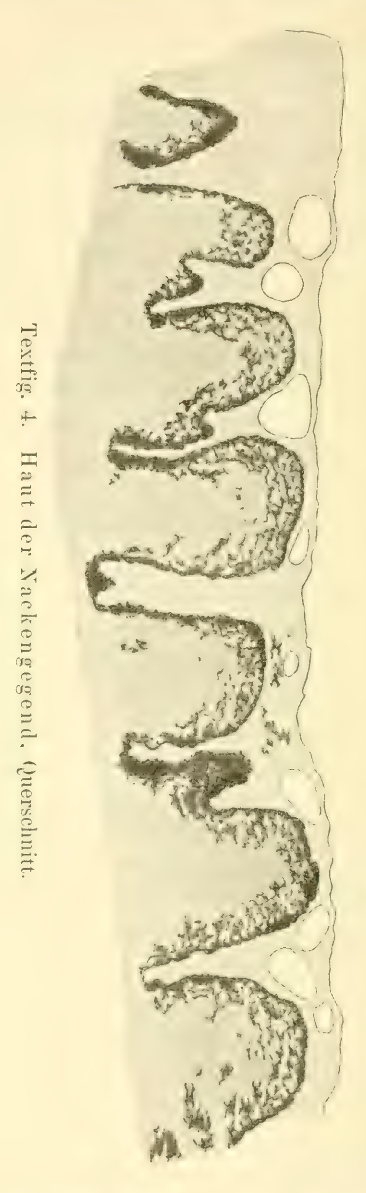
Bezirk sich Drüsen- und Epidermiszellen direkt berühren. Die Schleimdrüsen finden sich so reichlich in der Kopfhaut, daß sie stellenweise aneinandergereiht erscheinen. Ihr durchschnittlicher Durchmesser ist 150 μ. — Als letzter Bestandteil des Coriums sind noch die Chromatophoren zu erwähnen. Abgesehen von der Pigmentbedeckung der Papillen, welche als Ablagerung ungeformter Pigmentmassen erscheint, finden sie sich spärlich, bilden aber am Kopf eine kontinuierliche, wenn auch schmale Schicht unmittelbar unter der „Basalmembran" der Epidermis. Mit Vorliebe lagern sie sich zwischen diese und die Drüsen. Wenige stark verästelte Chromatophoren liegen auch frei im lockeren Corium.

Den Übergang vom straffen Corium zur Muskulatur bildet die stets sehr schmale Subkutis. Ihr lockeres, zartes Bindegewebe enthält spärliche, schmale, lange Kerne, umschließt stellenweise Hohlräume, die wohl als Lymphräume anzusehen sind und ist von zahlreichen Blutgefäßen und Nerven durchzogen. Gegen die Oberfläche des Muskels verdichtet sich das Bindegewebe zu Faszien.

In einem dem Nacken, 94 mm von der Schnauzenspitze, entnommenen Präparat zeigt sich gegenüber der Kopfregion eine Verschiebung der Dickenverhältnisse der einzelnen Schichten (Textfig. 3, 4). Die Epidermis besteht aus nur vier bis fünf Schichten. Sie hat wenig Leydigsche Zellen und zerstreute, schwach verästelte Chromatophoren. Dagegen ist das Corium mit einer Gesamtdicke von 1 mm und darüber sehr stark entwickelt und zwar namentlich der zu Papillen umgebildete Teil, wie auch das zwischen den Papillen gelegene lockere Coriumgewebe. Der glatte, straffe Teil ist auf 60—90 μ reduziert und bildet nur eine dünne Basis, auf der sich die Papillen erheben. Unter der „Basalmembran" der Epidermis tritt wieder die kontinuierliche, hier besonders dichte Schicht von stark verästelten Chromatophoren hervor. Das lockere Corium enthält neben den weniger zahlreich als in der Kopfhaut auftretenden Schleimdrüsen viele Körnerdrüsen. Die ziemlich großen, prallen, meist rundlichen, zuweilen abgeplatteten Drüsen von durchschnittlich 300 μ Durchmesser zeigen nie ein Lumen. Auch sie bestehen aus einer feinen, bindegewebigen Tunica propria, einzelnen glatten Muskelfasern, die sich durch ihre schmalen gestreckten Kerne kennzeichnen, und im übrigen aus einer einheitlichen, fein granulierten Masse, die sich mit Pikrofuchsin intensiv gelbrot färbt. Zellgrenzen sind nur selten zu erkennen. Die wenigen Kerne liegen meist peripher und sind doppelt bis drei-


Textfig. 3. Haut der Nackengegend. Längsschnitt.

fach so groß, wie die Kerne des umgebenden Bindegewebes. Kugelig oder schwach länglich geformt zeigen

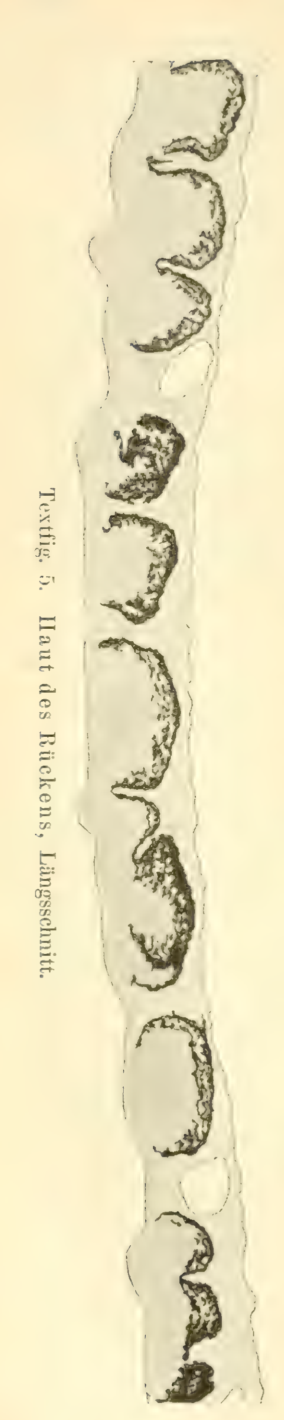

Textfig. 4. Haut der Nackengegend. Querschnitt.

sie in ihrem Innern dunkel gefärbte, rundliche, chromatische Körper. Die Drüsen liegen stets ganz von ihrer

Tunica propria umhüllt im lockeren Corium ohne Zusammenhang mit den Epidermiszellen, wenn auch der „Basalmembran" meist dicht angelagert. Nirgends waren Ausführgänge sichtbar. Es handelt sich offenbar um die neuerdings von NIRENSTEIN (1908) ausführlich behandelten Gift- oder Körnerdrüsen.

Während die lockere Coriumschicht keine weiteren Abweichungen zeigt, ist der straffe Teil durch außergewöhnlich hohe, schon dem bloßen Auge auffallende Papillen ausgezeichnet, die hier Höhen bis zu 1 mm erreichen und fast die ganze Dicke der straffen Schicht in Anspruch nehmen. Im Gegensatz zu den zahlreichen parallelen Lamellen der Kopfregion findet sich nur eine zarte Grundlamelle. Sie besteht aus feinen, parallelen, wellig verlaufenden Fibrillen und ist von vielen gestreckt-spindelförmigen Kernen durchsetzt. Die Papillen haben die Form von Zylindern oder Kegeln, die wieder gruppenweise zusammenhängen und sich bis dicht an die untere Epidermisgrenze erheben. Doch finden sich auch unregelmäßige Vorwölbungen oder seitlich geneigte Spitzen an diesen Kegeln, so daß auf den Schnitten derartige Teile als einzelne kugelige Gebilde erscheinen. Nur selten sind ihnen die Drüsen aufgelagert. Von ihrer starken Pigmentbekleidung lösen sich zahlreiche Pigmentbälkchen gegen das Innere hin ab und bilden ein dichtes Gerüstwerk, welches bei manchen Papillen die mittleren und tieferen Partien freiläßt, zuweilen aber auch das Innere vollständig durchsetzt. Die Bindegewebszüge der Papille sind sehr derb und folgen in unregelmäßig welligem Verlauf im allgemeinen der Längsachse der Papille. Ihr Zusammenhang mit der Grundlamelle ist durch feinere Fibrillen dargestellt. Die von derselben Gegend angefertigten Flachschnitte zeigen übereinstimmend die einzelnen Papillen als rundliche Bildungen. In den oberflächlichsten Schnitten erscheinen sie als kompakte Pigmentansammlungen, die von einander völlig isoliert sind; in den tieferen Schnitten verschmelzen sie allmählich zu größeren Massen und sind umgrenzt von einer dichten Pigmentumrahmung, die sich ins bindegewebige Innere verzweigt.

In einem anderen Stück der Rückenhaut, 216 mm von der Schnauzenspitze entfernt, beträgt die Dicke des Coriums 530 μ; die Epidermis fehlte (Textfig. 5). Entsprechend der dunklen Färbung des Rückens tritt wieder ein zusammenhängender Zug von Chromatophoren unter der „Basalmembran" der Epidermis auf. Das an Gefäßlängs- und Querschnitten reiche Bindegewebe des lockeren Coriums ist sehr zart, in der Umgebung von Gefäßen und Drüsen


Textfig. 5. Haut des Rückens, Längsschnitt.

aber stark verdichtet. Letztere sind im Vergleich zu dem zuvor beschriebenen Rückenpräparat spärlich und wenig entwickelt. Waren dort die Schleimdrüsen den Körnerdrüsen gegenüber schon in der Minderzahl, so scheinen sie hier gar nicht mehr aufzutreten. Auch die Körnerdrüsen sind selten und sehen im Vergleich zu den zuvor beobachteten prallen, großen Drüsen schlaff und zusammengedrückt aus. Die größten unter ihnen zeigen eine unregelmäßig längliche Form, die gegen die Oberfläche schräg steht und zwar zum Schwanzende hin geneigt, so daß das obere Ende der Drüse weiter kaudal liegt als das untere. Häufig finden sich in einer zusammengefallenen, bindegewebigen Umhüllung nur geringe Mengen des körnigen Inhalts, oder dieser fehlt ganz und nur die Hülle, welche keinerlei Drüsenepithel zeigt, sich aber von dem sie umgebenden lockeren Bindegewebe deutlich abhebt, ist als Rest der Drüse noch vorhanden. Was aus den Drüsenzellen und dem Sekret geworden ist, läßt sich nicht erkennen. Obschon das Bild der Drüse eine Entleerung des Sekrets nach außen annehmen läßt, ist durch eine größere Schnittserie kein Ausführgang zu sehen. Die tiefe Coriumschicht, die hier nur 30 μ dick ist, besteht wieder aus der sehr schmalen Lamelle paralleler Fibrillen. Das Bindegewebe der Papillen hat eine ganz willkürliche Anordnung. Ihre Breite ist ungefähr dieselbe geblieben, doch sind sie nur ca. 450 μ hoch, also halb so hoch als sie weiter gegen den Nacken hinauf waren. Sie bilden breite, abgeflachte, oft auch kugelige Erhebungen, indem sie an der Basis leicht eingeschnürt sind. Zuweilen zeigen sie mit ihrer Längsachse dieselbe Neigung schräg zum Schwanzende hin wie

die Drüsen. Die pigmentierte Zone, sowohl der kompakte Belag als die Balkenauflösung, ist nicht breit, der pigmentfreie bindegewebige Kern daher verhältnismäßig groß.

Von ganz besonderem Interesse ist das Verhalten der Bauchhaut, welche etwa in Höhe der Extremität, 85 mm von der Schnauzenspitze entfernt, genommen wurde, da sie alle bisher erwähnten Merkmale am schärfsten ausgeprägt zeigt (Textfig. 6 und 7). Sie erreicht das Doppelte und Mehrfache an Dicke aller anderen Hautpartien. Die Epidermis hat an diesem Dickenzuwachs keinen Anteil; sie ist vier- bis sechsschichtig, die tiefsten Zellen niedrig zylindrisch oder kubisch, und enthält sehr wenig Leydigsche Zellen und kein Pigment. Das Corium aber ist 2,3 mm dick und zwar der straffe Teil 300 μ, der lockere Teil 2 mm und mehr, während die Papillen, die in diesen einragen, eine Durchschnittshöhe von 1,9 mm besitzen. Durch die Papillen ist also das lockere Corium in fast seiner ganzen Ausdeh-



Textfig. 6. Haut des Bauches, Kranial, Längsschnitt.

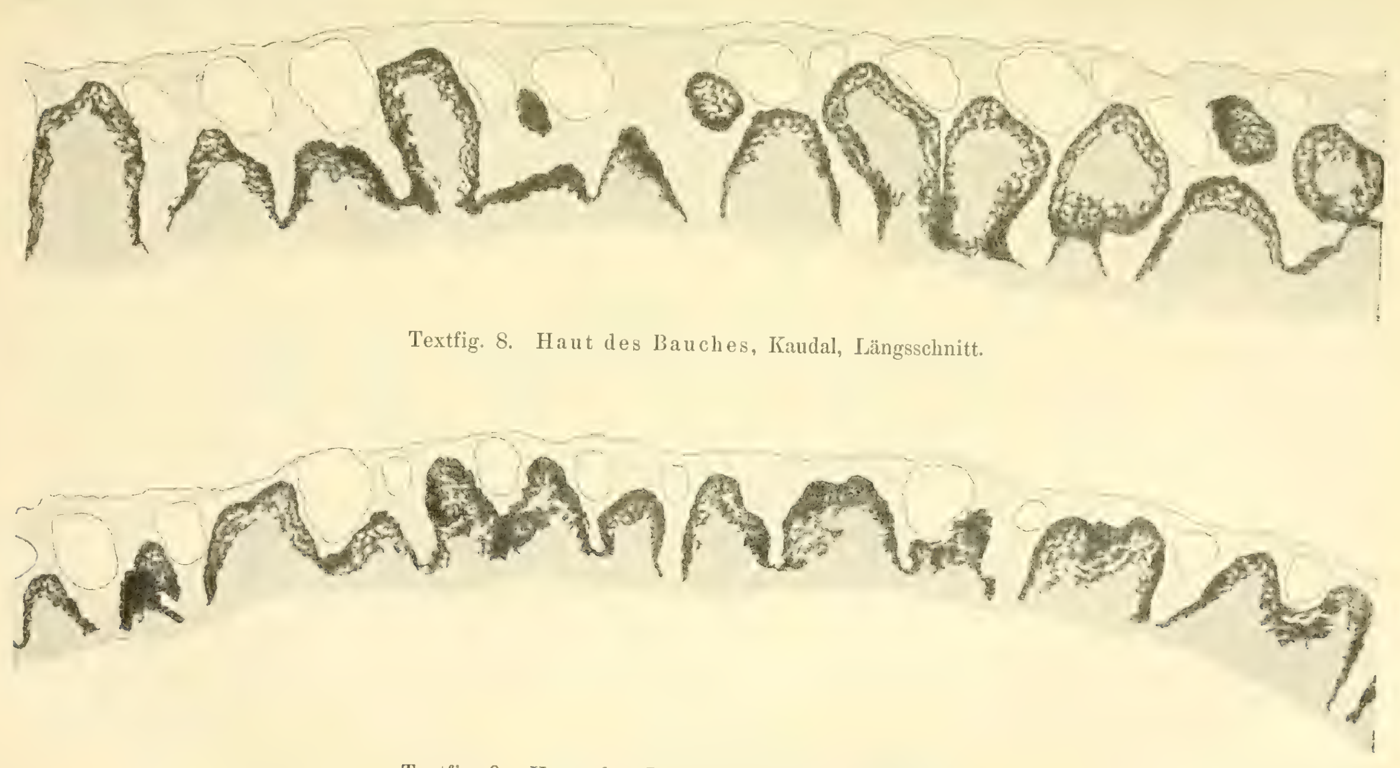
nung in sehr schmale Partien aufgelöst. Diese stoßen mit ihren unteren Enden vielfach direkt an die straffe, horizontal ausgebreitete Coriumschicht, da die Papillen meist einzeln dieser Schicht aufsitzen und nicht basal untereinander verbunden sind. Entsprechend dieser Anordnung haben die feinen Bindegewebsbündel hier einen regelmässigeren Verlauf; sie steigen in schmalen, zu den tiefen Lamellen senkrecht gerichteten Zügen empor, deren einzelner aus vielen feinsten, wellig verlaufenden Fibrillen besteht und welche häufig ein mit Blutkörperchen erfülltes Gefäß oder einen Nerven geleiten. Erst in den obersten Schichten lösen sich diese regelmäßigen Züge in einzelne Fibrillen auf, die nun teilweise die Drüsen umspinnen, teilweise sich zu dem lockeren Netz verflechten, welches die oberste, direkt unter der „Basalmembran" gelegene, über die Papillenkuppen hinwegziehende Schicht bildet. Dieser fehlt vollständig der bisher beobachtete feine Streifen verästelter Chromatophoren; überhaupt ist das Corium entsprechend der helleren Färbung des Bauches fast pigmentfrei. Die Drüsen liegen zwischen den Spitzen der Papillen. Die Schleimdrüsen sind nicht besonders groß im Gegensatz zu den in etwa gleicher



Textfig. 7. Haut des Bauches, Kranial, Querschnitt.

Zahl vorhandenen Körnerdrüsen, welche eiförmig, das spitzere Ende gegen die Tiefe gerichtet, sind. Immerhin beschränken sich die Drüsen auf die kleinere, obere Hälfte des lockeren Coriums. Das straffe Corium besitzt eine reichliche Anzahl von Lamellen und ist dem der Kopfhaut völlig gleich. Die oberste Lamelle zieht glatt unter den Papillen hin; nur zwischen den letzteren erheben sich die Lamellen etwas, indem aus ihnen die schon erwähnten senkrechten Bindegewebszüge des lockeren Corium emporwachsen. Die die Papillen bildenden derben Bindegewebszüge haben hier auch einen mehr geordneten wellenförmigen Verlauf, welcher der Längsachse der Papille folgt, also senkrecht zu den Lamellen steht. Die Papillen selbst haben die Form schlanker Zylinder, da ihr Durchmesser im Vergleich zur Höhe gering ist und sie sich wenig verjüngen. Sie enden mit einer flachen Kuppe. Der kompakte Pigmentbelag der Papillen ist ziemlich stark, an der Spitze stärker, seine Oberfläche mit leichten Rauhigkeiten versehen. Nirgends ist die Pigmentverästelung und Gerüstbildung im Innern der Papille so ausgeprägt wie hier. Auch hier ergeben schräg zur Hauptachse der Papille verlaufende Schnitte falsche Bilder von frei im lockeren Corium liegenden großen, kompakten oder Bindegewebe umrahmenden Pigmentinseln, welche in Wirklichkeit nur abgeschnittene Papillenteile sind. Das subkutane Bindegewebe ist dünn und enthält Lymphräume und viele Blutgefäße.

Gegen den Schwanz hin wird die Bauchhaut rasch dünner: 300 mm von der Schnauzenspitze beträgt die Gesamtdicke nur noch 1 mm, die Papillenhöhe 700 μ (Textfig. 8 u. 9). Die Epidermis ist auch hier sehr dünn, die tiefsten Zellen sind kubisch, auf ihnen bauen sich nur noch ein bis zwei Schichten leicht abgeflachter Zellen auf und eine Plattenzellenschicht, die eine sehr rauhe, unebene Oberfläche bildet. Die nicht sehr häufig, aber doch regelmäßig auftretenden LEYDIGschen Zellen nehmen daher fast die ganze Dicke der Epidermis ein und sind nur durch eine Zellenlage von der „Basalmembran“ oder Oberfläche getrennt. — Die Struktur des lockeren Coriums gleicht der des schon beschriebenen Bauchpräparats. Auch hier fehlt der Chromatophorensaum unter der „Basalmembran“. Das Gewebe erscheint sehr zart und zeigt ein dichtes Gefäßnetz. Die Schleimdrüsen treten sehr zurück gegenüber den Körnerdrüsen, die in großer Zahl vorhanden und sehr stark entwickelt sind. Die ellipsoid geformten Drüsen sind häufig zum Schwanzende hin geneigt, wie es schon bei den Drüsen des



Textfig. 8. Haut des Bauches, Kaudal, Längsschnitt.

Textfig. 9. Haut des Bauches, Kaudal, Querschnitt.

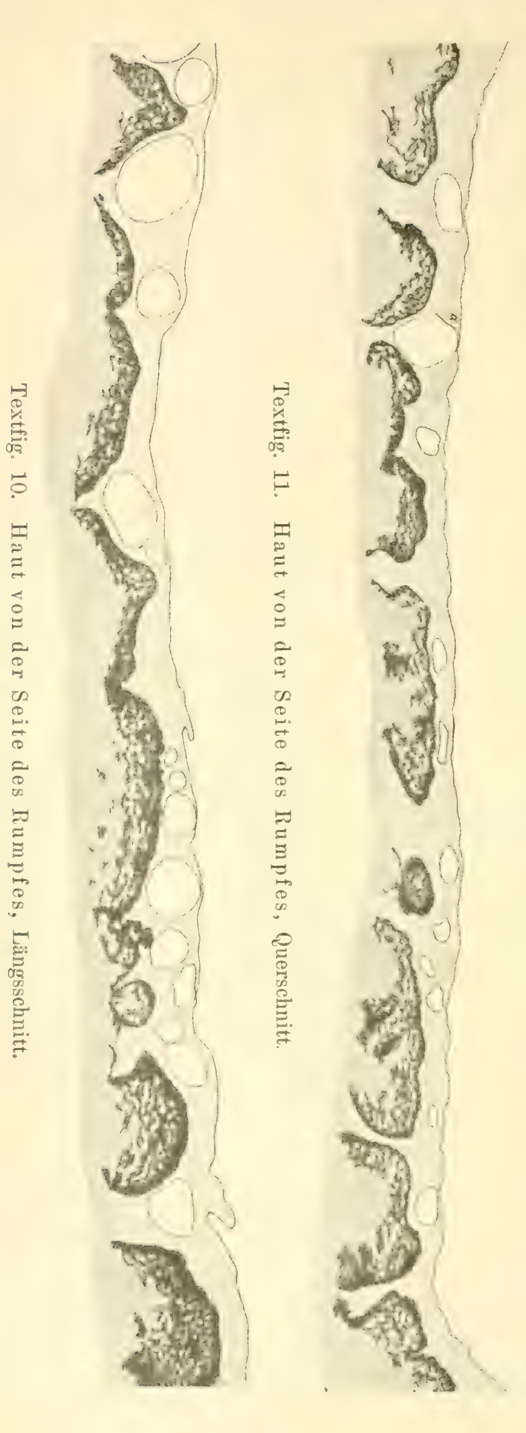
Rückens beobachtet wurde. Zwischen Drüsen und „Basalmembran“ der Epidermis findet sich regelmäßig eine kleine dunkle Zone, die entweder aus Pigment besteht oder in vielen Fällen aus einer dichten Ansammlung rundlicher oder plattgedrückter, ziemlich kleiner Kerne. Den gleichen Befund beschreibt PAULICKI (1885) in der Haut des Axolotls. Er hält die Zellen für fixe Mesodermzellen oder eingewanderte kontraktile Zellen, die durch starkes Wachstum der Drüsen gegen die Epidermis komprimiert worden sind. Doch haben sie wohl nicht immer die Bedeutung von Bindegewebszellen, da sie vielfach deutlich innerhalb der Tunica propria der Drüsen gelegen sind. Während diese kleinzellige Ansammlung am Kopf von gut ausgebildeten Körnerdrüsen in fast allen Hautpartien auftritt, wenn auch nicht so deutlich ausgeprägt wie hier, zeigen einige Körnerdrüsen dieses Bauchpräparates noch eine besonders auffällige Erscheinung. Das körnige Sekret dieser Drüsen ist, ohne daß ein besonderer Ausführgang zu erkennen wäre, gegen die Oberfläche hin ausgetreten und findet sich jenseits der „Basalmembran“ in breiter Masse. Dabei hat diese Masse die Epidermis von der „Basalmembran“ meist sehr beträchtlich abgedrängt, da die Menge des ausgetretenen Sekrets mitunter fast die Hälfte des Drüsenvolumens beträgt. An andern Stellen, wo der Sekretdurchtritt allmählicher geschah, ist die Abhebung geringer und es finden sich hier auch die tieferen Epidermisschichten schon von Sekret durchsetzt. Da dieser Vorgang bei einer ganzen Anzahl von Drüsen zur Beobachtung kam, kann es sich weder um eine zufällige, noch um eine artifizielle Erscheinung handeln. Vielmehr stellt sie vielleicht das erste Stadium der Bildung eines Drüsenausführganges dar, welcher, wie schon anfangs erwähnt, trotz der sehr großen Zahl von Drüsen, die sich in den Schnittserien fanden, nirgends gesehen wurde. Im Gegensatz zu ANCEL (1902) und NIRENSTEIN (1908) beschreibt MAURER (1895) die Bildung der Ausführgänge als späte Neubildungen. Das Sekret schiebe sich zwischen die deckenden Epidermiszellen und dränge sie auseinander, während die Drüsen zuvor, ganz von der überziehenden Epidermis abgelöst, als völlig abgeschlossene Kugeln in der subepidermoidalen Schicht zwischen Oberhaut und lockerem Corium lägen. Dieser Beschreibung entspricht der hier gemachte Befund. Wenn es auffallend erscheint, daß die Bildung der Ausführgänge bei einem fast ausgewachsenen Tier erst beginnt, so ist dies als Anpassung an das Wasserleben anzusehen, welches der Haut überhaupt larvale

Charaktere erhält. So wird das Fehlen einer Verhornung oder das Auftreten von LEYDIGschen Zellen, das konstante Bestehen von Hautsinnesorganen oder das teilweise oder völlige Fehlen von Drüsenausführgängen auch von erwachsenen Exemplaren von Siredon, Menobranchus und Cryptobranchus beschrieben (PAULICKI 1885, MAURER 1895). Alle diese teils als primitive, teils als Rückbildungserscheinungen aufzufassenden Eigenschaften finden sich, wie wir sahen, bei Siren vereinigt. — Die nicht zu Papillen umgebildete Partie des straffen Coriums ist in diesem Teil der Bauchhaut im Gegensatz zu dem zuvor beschriebenen dünn (30 μ) und wenig entwickelt. Ihr fehlt daher auch die Ausbildung zu Lamellen; die einheitliche schmale Schicht zeigt wieder wie die Rückenhaut die Zusammensetzung aus losen, parallelen Fibrillen mit ganz kleinwelligem Verlauf. Die Papillen entsprechen in der ziemlich regelmäßigen Anordnung der Bindegewebsbündel und Stärke des Pigmentbelages den Verhältnissen in dem zuvor beschriebenen Bauchpräparat. Nur ist die Pigmentverbreitung ins Innere weniger ausgebildet und dadurch ein größerer pigmentfreier Bindegewebskern vorhanden. Die Papillen sind kaum noch halb so groß und werden nach dem Schwanz zu immer niedriger. Sie zeigen gedrungenere und unregelmäßigere Formen. Neben kurzen, stumpfen Zylindern treten sich verjüngende, spitze, andererseits auch breite und flache Formen auf, denen die Drüsen aufgelagert sind, zuweilen auch Formen, die noch geschlossenen Pilzen ähneln, indem auf einem schlanken, eingeschnürten Fuß ein sich stark verdickender Kopf ruht, so daß man in diesen Schnitten häufig den „Pigmentinseln" begegnet. Die Gruppenbildung ist wieder vorherrschend geworden. Dadurch sind die das dichte oberflächliche Netz speisenden Blutgefäße auf wenige Durchtrittsstellen zwischen den Gruppen beschränkt. Denn, wie schon erwähnt, nimmt nie ein Gefäß oder ein Nerv seinen Weg durch die Papille hindurch oder auch nur in sie hinein. Es ist dies um so auffälliger, wenn man in Betracht zieht, wie groß die von den Papillen überdeckte Fläche und wie gering demgegenüber der Raum zwischen ihnen ist.

Die seitliche Haut des Kopfes, 30 mm von der Schnauzenspitze, hat eine Dicke von ca. 650 μ und gleicht dem zuerst beschriebenen Präparat aus der Kopfhaut. Die Epidermis hat vier bis sechs Schichten, deren tiefste aus kubischen Zellen besteht. Sie enthält vereinzelte rundliche Chromatophoren, aber keine LEYDIGschen Zellen. Das lockere Corium besteht aus

ziemlich derben, wellenförmigen Zügen, die sich gegen die Epidermis hin untereinander verflechten und einzelne Chromatophoren einschließen. Unter den reichlich vorhandenen Drüsen sind die Schleimdrüsen vorherrschend. Sie sind meist rundlich, zuweilen aber auch gestreckt oder abgeplattet und schieben sich zwischen die Papillen ein oder sind seltener ihnen aufgelagert. Das straffe Corium ist 300 μ dick, also annähernd so dick wie im andern Kopfpräparat. Auch in seiner Zusammensetzung aus zahlreichen parallelen Lamellen gleicht es ihm völlig. Die Papillen, die sich bis dicht unter die Epidermis erheben, sind mit durchschnittlich 300 μ etwas höher als dort. Auch die Pigmentbekleidung ist dicker und vereinigt die verhältnismäßig breiten Kegel und Kuppen häufig durch basalen Zusammenhang zu Gruppen.

Die Haut der Seite des Rumpfes, in 127 mm Entfernung von der Schnauzenspitze, ist 600 μ dick, ihre Papillen durchschnittlich 400 μ hoch (Textfig. 10 u. 11). Die durch ihren großen Reichtum an Leydigschen Zellen ausgezeichnete Epidermis hat fünf bis sechs Schichten, deren tiefste kubisch ist, und kein Pigment. Die Plattenzellen bilden eine glatte Oberfläche. Das lockere Corium hat geringe Ausdehnung, da die breiten Papillen eng stehen und der Raum über ihnen durch Drüsen sehr in Anspruch genommen ist. An den wenigen Stellen, wo das lockere Corium zwischen den Papillen mit dem straffen zusammenhängt, besteht es aus sehr fest verwebten Bindegewebsbündeln, die sich erst gegen die Oberfläche der Papillen in die gewöhnlichen lockeren Fibrillen auflösen. Unter der „Basalmembran" der Epidermis finden sich zerstreute Chromatophoren, die sich oberhalb der Körnerdrüsen zu stärkeren Anhäufungen gruppieren. Die Körnerdrüsen treten an Zahl hinter den sehr reichlich auftretenden Schleimdrüsen zurück, werden aber bedeutend größer als sie und nehmen an Stellen, wo sie zwischen zwei Papillen fallen, fast die ganze Breite des lockeren Coriums ein. Meist liegen sie jedoch oberhalb der Papillen und sind dadurch in ihrer Ausdehnung gehemmt und zu querovalen Formen gezwungen. Das straffe Corium ist auch hier schmal. Die ziemlich niedrigen Papillen haben breite flache Kuppenformen, welchen sich die Drüsen auflagern. Der kompakte Pigmentbelag ist kräftig und bildet eine verhältnismäßig dichte Balkenauflösung ins Innere, so daß der pigmentfreie Kern klein ist. Besonders im Längsschnitt zeigt sich ein Bestreben der einzelnen Papillen, zu längeren Reihen zu verschmelzen, unter Aufgabe der charakteristischen Einzelform. Dies



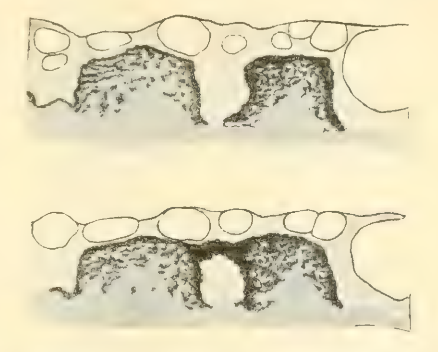
Textfig. 10. Haut von der Seite des Rumpfes, Längsschnitt.

Textfig. 11. Haut von der Seite des Rumpfes, Querschnitt.

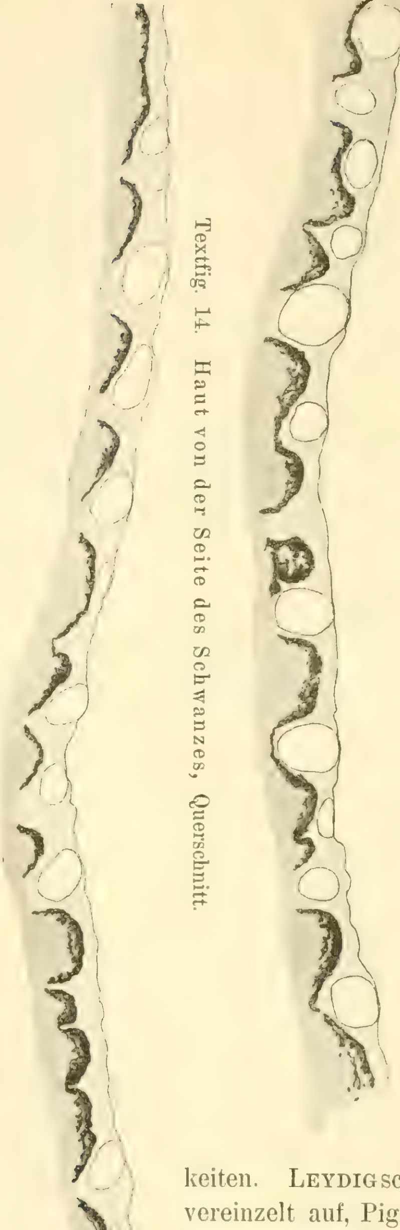
Verschmelzen scheint sich so abzuspielen, daß der oberste Pigmentbelag zweier Papillen sich zunächst verbindet und den Zwischenraum überbrückt, wodurch ein Stück lockeres Corium in die Papille hineingezogen wird. Ein solches Stadium stellt Textfig. 12, dar. Später erfolgt dann wohl ein seitlicher Abschluß und die Umbildung des bindegewebigen Innern, eventuell die Rückbildung vorhandener Gefäße. Oder dieses Innere wird allmählich durch Pigmentbälkchen ausgefüllt, welche sich von den beiden Papillen entgegenwuchern, und es entstehen auf diese Weise Papillenteile mit auffällig dichtem Balkengerüst. Immerhin kann man nicht mit Sicherheit unterscheiden, ob nicht möglicher weise der hier in seinen verschiedenen Stadien zur Beobachtung gelangte Prozeß im entgegengesetzten Sinne verläuft, d. h. das Endresultat nicht Ver-

schmelzung, sondern vielmehr Auflösung der Reihen in einzelne Papillen ist.

Die seitliche Haut des Schwanzes, 437 mm von der Schnauzenspitze, ist außerordentlich zart: Gesamtdicke 350 μ, Papillenhöhe durchschnittlich 300 μ (Textfig. 13 u. 14). Die zwei bis drei Schichten der Epidermis entsprechen kaum dem kleineren Durchmesser der in beschränkter Zahl vorkommenden Leydigschen Zellen, welche hier in Anpassung an die geringe Dickendimension der Epidermis queroval gestellt sind, während sonst ihr Längsdurchmesser senkrecht zur Oberfläche steht. Auch das lockere Corium ist schmal und besteht aus sehr zartem Gewebe. Chromatophoren fehlen. Es treten ausschließlich Körnerdrüsen auf, die sich zwischen die Papillen wieder zum Schwanzende hin geneigt lagern und die ganze Breite des lockeren Coriums einnehmen. Die tiefe Coriumschicht zeigt dieselbe Struktur wie in der Haut der Rumpfseite und ist wieder nur 30 μ dick. Die Papillen werden gegen den Schwanz hin rasch niedriger. Wenn auch noch ein Zusammenschluß der Papillen zu Gruppen wie in allen Präparaten zu finden ist, so zeigt sich doch, im Gegensatz zu dem zuvor beschriebenen Seitenpräparat, nirgends das Bestreben zu verschmelzen. Vielmehr finden sich viele völlig einzeln stehende Papillen, die auch eine Besonderheit in der Form aufweisen. Gegenüber der allgemeinen Radiärsymmetrie der Formen fällt hier ein deutlicher Übergang zur Bilateralsymmetrie auf, welcher im Längsschnitt als regelmäßige Asymmetrie hervortritt: sanftes Ansteigen auf der kranialen, kurzer, steiler Abfall auf der kaudalen Seite, ein Bild, welches an Darstellungen von Längsschnitten durch Schuppen von Reptilien in verschiedenen Abhandlungen erinnert. Andeutungen dieser schrägen Neigung fanden sich vereinzelt auch schon bei Papillenformen anderer Hautpartien, vor allem aber in der Stellung der Drüsen. — Die Pigmentdecke der Papillen ist anfangs noch verhältnismäßig dick und schickt auch noch zarte Bälkchen ins Innere, wird aber gegen den



Textfig. 12. Zwei nebeneinanderliegende Schnitte aus der Haut der Rumpfseite. Vergr. 25 : 1.



Textfig. 13. Haut von der Seite des Schwanzes, Längsschnitt.

Textfig. 14. Haut von der Seite des Schwanzes, Querschnitt.

Schwanz hin immer dünner und beschränkt sich auf einen kompakten Belag.

Von der Vorderextremität lag eine vollständige Serie von Querschnitten durch Ober- und Unterarm und Längsschnitten durch die Phalangen vor. Sie zeigt bis in die Mittelhand, wenigstens an der Außenseite, ununterbrochen die pigmentierten Papillen, erst an den Phalangen verlieren sie sich allmählich.

In der Mitte des Oberarms ist die Haut etwa 375 μ dick (Textfig. 15). Die gut entwickelte Epidermis ist fünf- bis achtschichtig und umzieht die Extremität in ziemlich gleichmäßiger Stärke. Die tiefsten Zellen sind zylindrisch oder kubisch, die folgenden Lagen flachen rasch ab und leiten zur nicht verhornten Plattenzellenlage über. Die Oberfläche ist ganz glatt und zeigt weder Warzen noch Rauhigkeiten. Leydigsche Zellen treten nur sehr vereinzelt auf, Pigment fehlt, doch liegen zerstreute Chromatophoren im lockeren Corium. Diese Schicht ist sehr schmal und zart und bietet den Drüsen, die teils zwischen, teils auf den Papillen liegen, wenig Raum zur Ent-

wicklung. Es sind vorwiegend Schleimdrüsen, Körnerdrüsen finden sich selten. Dagegen ist das straffe Corium verhältnismäßig breit



Textfig. 15. Haut von der Mitte des Oberarms, Querschnitt.

und aus Lamellen zusammengesetzt, die stellenweise einen sehr welligen Verlauf nehmen. Die Papillen der Außenseite sind ganz

flache, abgerundete Kuppen, die einen dicken Pigmentbelag besitzen und vielfach selbstständig sind. An der Innenseite stellen sie nur einen fortlaufenden Wellenzug dar, der auch eine starke Pigmentdecke, aber nur eine sehr unbedeutende bindegewebige Grundlage aufweist, so daß das Pigment fast den Coriumlamellen direkt aufliegt. Einer kurzen Strecke der Innenseite fehlt überhaupt das Pigment.

Am Unterarm ist die Haut bedeutend dünner geworden. Im Gegensatz zu anderen dünnen Hautpartien setzt sie sich aus einer verhältnismäßig dicken Epidermis und straffem Corium zusammen. Lockeres Corium ist nur stellenweise in ganz geringer Ausdehnung vorhanden, Drüsen fehlen gänzlich. Die Epidermis besteht aus 4—6 Lagen von Plattenzellen und ist nicht verhornt. Sie bildet unregelmäßig kleine Höcker und Warzen. Das straffe Corium hat lamellöse Struktur und ist von der Epidermis durch eine wechselnd dicke, wellige Pigmentlamelle, die hin und wieder unterbrochen ist, getrennt. Diese endet im Bereich der ersten Phalangen und nur einzelne zerstreute Pigmentklümpchen setzen sie bis zur Fingerspitze fort. An den Phalangen besteht die Haut nur noch aus einer ganz schmalen Schicht von straffem Corium und mehrschichtigem Epithel aus platten Zellen, die gegen die Fingerspitze hin eine immer stärkere Verhornung aufweisen (Krallenanlage Göppert 1896).

Um schließlich noch einen besseren Überblick über die Stellung der Papillen zu bekommen, habe ich von einem 150 mm von der Schnauzenspitze entfernten Stück der Rückenhaut Flachschnitte gemacht, und mittels der Wachsplattenmodelliermethode ein plastisches Modell der Papillen auf ihrer vom straffen Corium gebildeten Unterlage, entblößt von Epidermis, Drüsen und lockerem Corium, angefertigt. Es bestätigte die schon bei den senkrechten Schnitten gemachten Beobachtungen über die für einen Bezirk etwa konstante Höhe, die radiärsymmetrische Form und die gleichmäßige Verteilung der Papillen. Als neue Tatsache ergab sich, daß die Papillen, wenn auch nicht durchweg, doch im allgemeinen einer Reihenanordnung folgen, die schräg zur Körperachse liegt. — Ein größeres, dem Bauch wenig kranial von der Kloakenöffnung entnommenes Hautstück wurde durch Xylol aufgehellt und zeigte unter Lupenvergrößerung dieselbe Anordnung der Papillen in Reihen, welche sich in einem nach hinten offenen, spitzen Winkel in der Mittellinie schneiden. Die Reihenstellung tritt aber hier weniger deutlich hervor, da die vielfach untereinander

verschmolzenen, stark pigmentierten Papillen nur als dunkle Bezirke erscheinen, während die Lücken zwischen ihnen, da stärker lichtdurchlässig, als helle Flecke in Erscheinung treten, freilich teilweise auch noch durch eingelagerte Drüsen mehr oder weniger verdunkelt (Textfig. 16).

Wenn wir nun, nachdem wir die einzelnen Hautpartien in ihrer Struktur kennen gelernt haben, einen kurzen vergleichenden Rückblick tun, der namentlich die Verschiedenheiten hervorhebt, so sehen wir, daß die Dicke der Haut vom Kopf nach dem Rumpf zunimmt, am Rumpf ziemlich gleichmäßig bleibt und gegen die Schwanzspitze hin wieder rasch abnimmt. Am Rumpf selbst übertrifft die Bauchhaut die Haut der Seite und des Rückens um das drei- bis vierfache an Dicke. Auffällig ist auch die Dicke der Nackenhaut. Die Epidermis ist, soweit es sich bei der nicht tadellosen Konservierung der Haut beurteilen läßt, am Kopf und an den Extremitäten mit 5—8 Schichten am stärksten. Sie ist nicht verhornt, mit Ausnahme der Phalangen, wo eine deutliche Verhornung mehrerer Schichten der Epidermis auftritt, die schon makroskopisch auffällt und von GÖPPERT (1896) als Krallenanlage beschrieben worden ist. LEYDIGsche Zellen finden sich am ganzen Körper, besonders reichlich am Kopf und in der Seite. Dagegen treten Sinnesorgane nur in der Kopfhaut auf, nicht, wie eigentlich noch zu erwarten wäre, in der Haut der Seite. Doch mögen sie dort immerhin, vielleicht in zerstreuten Gruppen, vorhanden sein, und wurden nur in den verhältnismäßig kleinen



Textfig. 16. In Xylol aufgehelltes Stück der Bauchhaut bei 7facher Vergr. photographiert und auf $^1/_2$ red. Die Lücken zwischen den Papillen erhielten durch Retouche eine gleichmäßig helle Färbung.

Hautpräparaten nicht getroffen. — Die Gesamtdicke des Coriums ist wechselnd entsprechend der Dicke der Haut, an welcher es den weitaus größten Anteil hat. Unter den beiden Schichten des Coriums ist wiederum die oberflächlichere, lockere meist stärker entwickelt. Selbst in dicken Hautpartien wird das straffe Corium nur durch eine mehr oder weniger schmale Grundlamelle dargestellt, vorausgesetzt, daß die ihm in ihrer Struktur sehr ähnlichen Papillen nicht hinzu gerechnet werden. Eine stärkere Ausbildung des straffen Coriums zu mehreren parallelen Lamellen findet sich nur in der Haut von Kopf und Bauch. Das lockere Corium ist je nach der Entwicklung der Drüsen und Papillen in seiner Ausbreitung mehr oder minder beschränkt. Auch die Struktur seines stets sehr lockeren Gewebes wird durch Form und Höhe der Papillen sehr beeinflußt: bei hohen Papillen zeigen die Fibrillen einen regelmäßigeren, zur Oberfläche senkrechten Verlauf und gehen erst in den oberen Schichten in das unregelmäßige Geflecht über, das bei niedrigeren Papillen das ganze Gebiet des lockeren Coriums erfüllt. — Von Drüsen lassen sich zwei Arten unterscheiden: einmal Drüsen mit deutlichem Epithel und weitem Lumen, die wir als Schleimdrüsen angesehen haben, obschon Sekret nicht nachweisbar war; sie treten zahlreich am Kopf und in der Seite, vereinzelt in der Nackenregion und in der Bauchhaut auf, gegen den Schwanz hin und in der Rückenhaut fehlen sie vollständig; ferner Körnerdrüsen, deren kompaktes körniges Innere nur selten Zellgrenzen erkennen läßt und kein Lumen besitzt; sie sind viel reichlicher vorhanden und fehlen nur in der Kopfhaut. Am stärksten entwickelt sind sie in der Bauchhaut, in der Rückenhaut stellenweise eigentümlich zurückgebildet. Beiden Arten von Drüsen ist das Fehlen von Ausführgängen gemeinsam, nur bei wenigen Drüsen erscheint die Bildung angebahnt. Die Verbreitung der Chromatophoren ist, abgesehen von dem Pigmentbelag der Papillen, gering. Sie treten nur als schmaler, selten kontinuierlicher Saum unter der „Basalmembran" der Epidermis auf, mit gelegentlich stärkerer Anhäufung oberhalb der Drüsen; am Bauch fehlt dieser Saum vollständig. Ganz vereinzelte Chromatophoren finden sich auch zuweilen in der Epidermis. — Die auffälligsten Verschiedenheiten zeigen die Papillen. Ihre Höhe entspricht der Dicke der Haut, bedingt sie vielleicht. Daher nehmen sie vom Kopf gegen den Rumpf hin an Höhe zu, gegen das Schwanzende wieder ab; ebenso wächst die Höhe vom Rücken unter geringer Abnahme an der Seite nach dem Bauch,

wo sie außerordentlich hoch sind. In der Extremität werden sie gegen die Hand niedriger, fehlen aber erst an den Phalangen. Nach den untersuchten Präparaten können wir annehmen, daß sie den ganzen übrigen Körper gleichmäßig bedecken. Gemeinsam ist ihnen die Struktur des bindegewebigen Kerns, der kompakte Pigmentbelag und die Aufsplitterung des Pigmentes ins Innere der Papille. Sowohl die Dicke des Pigmentbelages wie die Verbreitung der Aufsplitterung ist der Papillenhöhe etwa proportional. Dagegen sehen wir die Formen der Papillen sehr stark variieren: von den unregelmäßigen flachen Erhebungen des Kopfes und des Schwanzes über spitzere Kegel und Kuppen des Rückens und der Seite zu den schlanken, hohen Säulenformen des Bauches. Während die meisten Papillen radiärsymmetrisch sind, treten vereinzelte bilateralsymmetrische, zum Schwanzende geneigte in der Haut des Rückens und der Schwanzseite auf. Die Papillen, namentlich die niedrigen, zeigen häufig durch den Pigmentbelag vermittelten basalen Zusammenhang. Eine eigentümliche, vielleicht als Rückbildungserscheinung zu deutende Neigung, zu längeren Reihen zu verschmelzen, zeichnet die Papillen der Seite aus.

Der hier kurz zusammengefaßte Befund an dem ersten Sirenexemplar wurde durch die vergleichende Untersuchung eines zweiten Exemplars bestätigt. Durch langes Liegen in Alkohol war dasselbe leider in zu schlechtem Konservierungszustand, als daß die Haut noch hätte feinere Details erkennen lassen. Sie gab keine Kernfärbung mehr und die Epidermis fehlte vollständig. Doch zeigte sie im wesentlichen dieselben Eigentümlichkeiten, die zuvor ausführlich beschrieben wurden. Die Präparate: Kopfhaut 20 mm, Bauchhaut 142 mm, Rückenhaut 146 mm, Seitenhaut 175 mm von der Schnauzenspitze, weisen untereinander nur geringfügige Verschiedenheiten auf. Sie sind nur 500—750 μ dick, also bedeutend dünner als die Haut des ersten Exemplares. Die Bauchhaut ist nicht wesentlich dicker als die andern Hautpartien. Das lockere Corium schließt wieder zahlreiche Drüsen, scheinbar größtenteils Körnerdrüsen, ein, die alle keine Ausführgänge besitzen. Sie sind häufig schräg gestellt und lagern den flachen Papillen auf, seltener schieben sie sich zwischen diese. Einzelne verästelte Chromatophoren treten nur in der Haut des Rückens auf. Die zarte fibrilläre Struktur des lockeren Coriums stimmt mit der bei dem anderen Exemplar beschriebenen überein. Dagegen ist sehr auffällig, daß das straffe

Corium hier in allen Hautpartien die Anordnung in zahlreiche, parallele, eine dicke Schicht bildende Lamellen aufweist, wie sie dort nur in Kopf- und Bauchhaut sich findet. Von der obersten Lamelle erheben sich wieder aus derben Bindegewebsbündeln bestehende Papillen von sehr unregelmäßiger Form. Bei geringer Höhe (in der Haut des Kopfes 240 μ, des Rückens 225 μ, der Seite 150 μ, des Bauches 300 μ), bilden sie lange wellenförmige Züge[1]), welche in der Haut der Seite sehr flach verlaufen aber dürchweg in derselben dichten, regelmäßigen Verteilung wie bei dem ersten Exemplar vorhanden sind und sich deutlich durch ihre Struktur vom straffen Corium unterscheiden lassen. Übereinstimmend mit dem Befund bei dem ersten Siren haben alle Papillen kompakte Pigmentbedeckung, welche feine Bälkchen ins bindegewebige Innere schickt. So verschieden also die Papillenbildung bei den beiden Sirenexemplaren in bezug auf Form und Größe war, so zeigt sie doch völlige Übereinstimmung in ihrer Struktur. Auch sind die Verschiedenheiten um so weniger bedeutungsvoll, als überhaupt die Haut von Siren lacertina in Gesamtdicke und Dickenverhältnis der einzelnen Schichten sehr variabel zu sein scheint[2]).

Durch das gleichmäßige Vorhandensein bei beiden Exemplaren befestigte sich die Annahme eines regelmäßigen Auftretens dieser Papillenbildung bei Siren lacertina, und es war von Interesse, auch die Haut des nächststehenden Verwandten, von Pseudobranchus (Siren) striatus daraufhin zu untersuchen. Die Haut dieses so viel kleineren Sireniden ist sehr zart und zeigt im Bau und in den Dickenverhältnissen der einzelnen Schichten beträchtliche Abweichungen gegen Siren lacertina, aber, wie ich gleich vorausnehmen möchte, deutliche Bildung von Papillen von gleicher Struktur. Die Epidermis ist verhältnismäßig stark, sie nimmt ein Drittel der Gesamtdicke der Haut ein und besteht aus acht und mehr Schichten. Die Kerne der nicht verhornten oberen Schichten sind leicht abgeflacht, die der tieferen rundlich. Auffällig ist der große Reichtum an Leydigschen Zellen, die mit quergestellten Längsdurchmessern in der tieferen Hälfte der Epi-

1) Es liegt die Vermutung nahe, daß eine Beziehung zwischen der Dicke der straffen Koriumschicht und der geringen Höhe der Papillen besteht.

2) Die Dickenunterschiede können nur zum geringsten Teil durch die verschiedene Konservierung der beiden Exemplare bedingt sein.

dermis meist perlschnurartig dicht nebeneinander, selten übereinander liegen. Die obere wie die untere Grenze der Epidermis ist, wohl infolge der starken Entwicklung der Drüsen uneben. Von den weiteren zwei Dritteln der Hautdicke ist das untere vom straffen Corium eingenommen, während das in der Mitte gelegene lockere Corium bis auf ganz geringe Reste zarten fibrillären Gewebes rückgebildet und verdrängt erscheint durch die zahlreichen Drüsen und die zwischen diesen sich erhebenden Papillen. Die Drüsen sind verhältnismäßig groß und oval, wobei die Längsachse der Hautoberfläche parallel gestellt ist. Sie entbehren der Ausführgänge. Wie bei den Körnerdrüsen von Siren lacertina, sind einzelne Drüsenzellen nicht zu unterscheiden. Zerstreute rundliche Kerne liegen in der Peripherie des homogenen oder leicht granulierten Inhaltes, der die ganze Drüse gleichmäßig ausfüllt. Zwischen der Drüse und der Epidermis findet sich wie bei Siren häufig ein kleiner dunkler Bezirk, der aus einer dichten Ansammlung von rundlichen Kernen und Pigment besteht. Das straffe Corium bildet eine leicht wellig verlaufende Schicht, die sich bei starker Vergrößerung als aus parallelen, sehr dichten Bindegewebsfibrillen zusammengesetzt erweist und gestreckt spindlige Kerne enthält. Diese Schicht trägt wieder in gleichmäßiger dichter Verteilung Papillen, die aus derben Bindegewebsbündeln bestehen. Durch deren unregelmäßigen Verlauf lassen sich die Papillen deutlich gegen das parallelfibrilläre straffe Corium abgrenzen. Sie bilden niedrige gestreckte Erhebungen von nur 30—50 μ Höhe und sehr mannigfaltiger Form. Ihre Gesamtheit erscheint als flacher, welliger Hügelzug, der erst auffällig wird durch seinen verhältnismäßig dicken Pigmentbelag. Auch hier ist diese Decke eine kompakte Masse von Pigment, in der einzelne Zellen nicht unterscheidbar sind. Sie weicht insofern von der Pigmentdecke der Sirenpapillen ab, als sie keine Pigmentbälkchen ins Innere der Papille schickt. Am Rücken liegen die Papillen sehr dicht, so daß der Pigmentbelag sich meist kontinuierlich von einer zur andern erstreckt, während am Bauch die Pigmentdecke der einzelnen Papillen selbständig ist, da diese in größeren Abständen liegen.

Zusammenfassung.

Unsere Untersuchungen haben also gezeigt, daß in der Haut der Sireniden offenbar als regelmäßiger Befund von der gesamten Oberfläche einer tiefen, derbgefügten Lederhautschicht Papillen

sich erheben, die in eine lockere oberflächliche Lederhautschicht eindringen. Äußerlich treten diese Papillen nicht hervor, da die lockere Lederhautschicht, nachdem sie die Zwischenräume zwischen den Papillen ausgefüllt hat, in gleichmäßiger Schicht über die Papillenspitzen hinwegzieht, so daß ihre äußere Fläche, welche von der Epidermis überlagert wird, im ganzen eben erscheint. Die Form und Größe der ebenfalls aus derben Bindegewebsbündeln bestehenden Papillen wechselt beträchtlich an den verschiedenen Körperstellen zwischen flachen, niedrigen Erhebungen und hohen, schlanken, spitzen Kegeln. Sie sind am ansehnlichsten in der Bauchregion. Die Mehrzahl der Papillen ist radiärsymmetrisch; stellenweise, in der Haut des Rückens und der Schwanzseite eines Exemplares von Siren lacertina, ist auch eine bilaterale Symmetrie deutlich zu erkennen. Mit großer Regelmäßigkeit überzieht ein Mantel von Pigment die Papillenoberfläche. Die Pigmentschicht ist bisweilen an der Papillenkuppe am mächtigsten und nimmt gegen die Basis hin an Dicke ab. Häufig sind die Pigmentüberzüge benachbarter Papillen an der Basis untereinander in Verbindung. Offenbar stehen die Papillen nicht ganz regellos, sondern zeigen eine nicht sehr deutliche Anordnung in Reihen, die schräg zur Längsachse des Körpers stehen. Am Bauch divergieren diese Reihen schräg nach außen und hinten.

Vergleichung und Ergebnisse.

Papillenbildungen sind in der Haut der Amphibien nichts Ungewöhnliches. So erwähnt Gegenbaur (1898, S. 98) neben den durch eingelagerte Drüsen bedingten Vorragungen des Integuments noch Höcker und feine stachelförmige Vorsprünge bei manchen Anuren, auch Papillen in gewissen Regionen, bald vereinzelt, bald dicht; leistenförmige Erhebungen und Papillen, die über die ganze Haut verbreitet sein können (Menopoma, Cryptobranchus); Papillen, die aus Coriumfortsätzen zu Sinnesorganen entstanden und nach dem Schwund der letzteren erhalten geblieben sind. Mit allen diesen Gebilden sind die gleichmäßig über das Integument verbreiteten, mit großer Regelmäßigkeit geformten Papillen der Sireniden nicht in gleiche Linie zu stellen. Dasselbe bestätigen eigene Untersuchungen von Schnitten durch die Bauchhaut und Rückenhaut von Menopoma, Cryptobranchus und Amphiuma, sowie die Durchsicht der von Prof. von Eggeling für seine Untersuchungen über den Aufbau der Skeletteile hergestellten Serienschnitte durch die von Haut überzogenen

Extremitäten zahlreicher Cryptobranchiaten und Salamandrinen. In diesen Präparaten fanden sich wohl gelegentlich vereinzelte Papillen wie GEGENBAUR sie erwähnt, nirgends aber so regelmäßige und gleichförmig verteilte Gebilde wie bei den Sirenidae. Suchen wir weiter nach Vergleichsobjekten, so finden wir solche in den über die Haut der Fische und der Reptilien weit verbreiteten Papillen der Lederhaut, welche den grundlegenden Bestandteil der Schuppen bilden. Namentlich ist sehr auffällig die Ähnlichkeit mit den Schuppen der Lacertilier, wie ein Vergleich mit den der Haut von Lacerta agilis entnommenen Figg. 13 und 14 der Taf. VII in dem Buch von MAURER (1895) lehrt. Sehr deutlich tritt diese Übereinstimmung bei den Körner- oder Rundhöckerpapillen der Geckoniden hervor, die WERNER (1896) und SOKOLOWSKY (1899) für die ursprünglichsten Eidechsenschuppen halten, da sich alle anderen Schuppengebilde auf sie zurückführen lassen und sie auch häufig in Schwanzregeneraten von komplizierter beschuppten Echsen als Rückschlag auftreten. Sehr anschaulich ist ferner die Übereinstimmung zwischen den Befunden bei Sireniden und Geckoniden zu erkennen auf der Textfig. 25 der Abhandlung von OTTO (1908), wo ein Schnitt durch die Haut von Tarentola mauritanica wiedergegeben ist. Die teilweise eingetretene Verknöcherung der Papille bildet keine prinzipielle Verschiedenheit, da sie ja auch vielen Lacertilierschuppen fehlt. Auch das von SCHMIDT (1910) beschriebene und gezeichnete (Fig. 38, Taf. XXIV) Schwanzregenerat von Voeltzkowia bietet ein sehr ähnliches Bild, namentlich auch in der allmählichen Überleitung der Papillenformen von Radiärsymmetrie zur Bilateralsymmetrie und der glatt über die Papillen hinwegziehenden, zunächst völlig unbeteiligten Epidermis. Als prinzipieller Unterschied aber ist bemerkenswert, daß an der Papillenbildung bei den Echsen hauptsächlich das lockere Corium beteiligt ist, bei den Sireniden aber lediglich das straffe Corium die Masse der Papillen ausmacht. Es finden sich aber auch mehrere Angaben (LEYDIG, BATELLI 1880), nach denen die aus den Papillen hervorgehenden Cutisverknöcherungen der Lacertilier in einer mittleren Coriumschicht liegen sollen (Haupt- oder Grundmasse LEYDIGS), welche dem straffen Corium von Siren entspräche. Die aus derbfaserigem Bindegewebe bestehende Papille von Siren kann sehr wohl einer Knochenschuppe entsprechen.

Wenn wir versuchen wollen, Klarheit zu gewinnen über die Bedeutung der Papillen in der Sirenidenhaut, die oberflächlich

nicht hervortreten, weder zu Blutgefäßen noch Nerven in Beziehung stehen und auch der Fixation der Epidermis nicht dienen können, so müssen wir uns vor allem die Frage vorlegen, ob sich ein Zusammenhang derselben mit Schuppenbildungen wahrscheinlich machen läßt.

Die Haut der rezenten Amphibien ist fast durchweg nackt. Schuppen finden sich nur in ziemlich vollständiger Ausbildung, aber tief in der Haut verborgen, bei Gymnophionen. Sie wurden anfangs als Neuerwerb dieser Amphibiengruppe angesehen, da sie anscheinend funktionell wie morphologisch von den durch Credner (1881) und Fritsch (1883) bekannt gewordenen Stegocephalenschuppen völlig abwichen. Später wurden sie gleichzeitig von P. und F. Sarasin (1888) und Klaatsch (1890) als Erbteil der alten Stegocephalenbeschuppung gedeutet. Wahrscheinlich sind die zarten, tief in die Haut versunkenen, sehr rudimentären Gebilde erhalten geblieben durch ihre Funktion, die großen Drüsen zu stützen und vor Druck zu bewahren. Eine kurze Bemerkung von Cope, daß die Amphiumiden winzige Schuppen besäßen, ist in späteren Abhandlungen desselben Autors unterdrückt und von anderen Untersuchern auch nicht bestätigt worden. Während also unter den rezenten Amphibien Schuppen nur noch in sehr geringem Umfang vorkommen, wissen wir, daß bei ihren fossilen Vorfahren, den Stegocephalen, ein mächtiger Schuppenpanzer vorhanden war. Es erscheint deswegen durchaus nicht unwahrscheinlich, daß außer den Gymnophionen auch noch eine andere Gruppe lebender Amphibien Reste eines von Vorfahren ererbten Schuppenkleides aufweisen könnte. Die phylogenetische Stellung der Sireniden steht dieser Vermutung in keiner Weise entgegen. Die als Perennibranchiaten zu einer größeren Gruppe zusammengefaßten Sirenidae und Proteidae zeichnen sich durch eine Fülle primitiver Merkmale aus. Mag man sie, wie dies früher geschah, als letzte Reste ausgestorbener Stammformen der Amphibien ansehen, die nur sehr unvollkommen an das Landleben angepaßt waren, oder sie mit den neueren Forschern (vgl. u. a. Versluys 1909) als neotenische Formen deuten, Larvenstadien von Salamandriden, die im Wasser geblieben und nicht zu völliger Ausbildung gelangt sind, jedenfalls stimmt es sehr wohl mit unserer Gesamtauffassung der Perennibranchiatenorganisation überein, daß wir bei ihnen Reste altererbter Einrichtungen vorfinden, die bei den Cryptobranchiaten und Salamandriden völlig verloren gegangen sind. Übrigens weisen einige

Beobachtungen von COPE (1866—69 und 1885) daraufhin, daß bei Siren die Fähigkeit zur Anpassung an das Landleben wohl noch nicht vor sehr langer Zeit verloren gegangen ist. Er fand, daß die Kiemen bei jungen Sireniden eine Zeitlang funktionslos und subepidermal sind, „so that the animal is almost, if not exclusively, an airbreather. The only explanation — is that the present Sirens are the descendants of a terrestrial type of Batrachia." Ferner beschreibt er einen Fall, in dem ein Exemplar von Siren seine äußeren Kiemen verloren und dennoch 2 Monate lang (weiter reichten seine Beobachtungen nicht) ohne Kiemen, durch Atmung durch den Mund, existiert hatte. WIEDERSHEIM (1877) hält es auf diese Beobachtung hin für wahrscheinlich, daß Versuche einer Umwandlung zum Landleben gelingen könnten.

Wie wir schon oben erwähnt haben, zeigen die Schnittbilder der Lederhautpapillen bei Sirenidae große Ähnlichkeit mit Schnitten durch die Schuppen von Lacertiliern. Auch bei diesen wird ein wesentlicher Teil durch eine papillenartige Erhebung der Lederhaut geliefert. Die Papillen der Sirenidenhaut erinnern an Schuppen durch ihre gleichmäßige Ausbreitung über die ganze Körperoberfläche, ihre wenn auch unvollkommene Anordnung in Reihen, ihre stellenweise sehr ausgeprägte bilaterale Symmetrie und Neigung nach hinten, das regelmäßige Verhalten ihres Pigmentüberzuges und endlich das Fehlen irgendwelcher anderer Beziehungen. Andererseits bestehen beträchtliche Unterschiede zwischen den Schuppen der Reptilien und den Papillen der Sirenidae derart, daß die letzteren als minder entwickelte schuppenartige Gebilde erscheinen. Sie bleiben in der Tiefe der Haut verborgen und nehmen nicht Teil an dem Oberflächenrelief des Körpers. Von Hornschuppen in Begleitung der Lederhautpapillen ist keine Rede. Die Regelmäßigkeit in Anordnung und Form der Papillen, namentlich auch die bilaterale Symmetrie, bleibt auf geringe Gebiete beschränkt und macht am größten Teil des Sirenidenintegumentes einer ziemlich großen Mannigfaltigkeit Platz. Wenn also die Papillen der Sireniden als unvollständig ausgebildete Schuppen angesehen werden können, bleibt weiter die Frage zu erörtern, ob sie den Anfang einer neuen Einrichtung oder rudimentäre Reste einer zugrunde gehenden Bildung darstellen. Ersteres erscheint wegen der phylogenetischen Stellung der Sireniden und des Mangels einer erkennbaren physiologischen Bedeutung der Papillen, ohne welche eine Weiterentwicklung nicht denkbar ist, äußerst unwahrscheinlich. Es liegt also näher, an-

zunehmen, daß die Lederhautpapillen der Sireniden und die Schuppen der Reptilien zurückzuführen sind auf das Schuppenkleid einer gemeinsamen Ahnenform, das bei den Reptilien eine weitere Ausgestaltung erfuhr, bei den Amphibien bis auf wenige Reste, die bei Coeciliern und Sireniden in sehr verschiedener Gestalt sich erhielten, rückgebildet wurde. Die gemeinsame Ahnenform, von der aus Amphibien und Reptilien nach verschiedenen Richtungen sich entwickelten, müssen wir uns den fossilen Stegocephalen ähnlich denken. Diese waren mit einem mächtigen Hautpanzer ausgestattet, von dem uns zahlreiche Reste erhalten geblieben sind. Über seine Entstehungsweise und sein histologisches Verhalten können wir freilich nichts aussagen. Einzelne Eigentümlichkeiten der Sirenidenpapillen erinnern aber doch an Stegocephalenbefunde. So findet sich bei Branchiosaurierabdrücken mehrfach eine Anordnung der Schuppen in Reihen, welche mit nach hinten offenem Winkel in der Mittellinie zusammenstoßen, ähnlich wie oben von Siren erwähnt wurde. Auch die so viel stärkere Ausbildung der Papillen an der Bauchseite, die bei dem einen Exemplar von Siren so auffällig war, stimmt sehr wohl zu dem Verhalten der Bauchbeschuppung bei den jüngsten Stegocephalen.

Auf Grund dieser Erwägungen fassen wir die Ergebnisse unserer Untersuchungen in folgenden Worten zusammen: Das Integument der Sireniden ist ausgezeichnet durch den Besitz von Papillen der tiefen und straffen Lederhautschicht, die sich über den ganzen Körper ausdehnen, aber, verdeckt durch die oberflächliche lockere Schicht des Coriums, äußerlich nicht hervortreten. Das Verhalten dieser Papillen läßt es bei dem Fehlen anderer Beziehungen als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß sie Reste eines von den Stegocephalen ererbten, bei den Coeciliern in Beziehung zu den Hautdrüsen in ganz anderer Weise erhalten gebliebenen Schuppenkleides darstellen.

Literaturverzeichnis.

1902 Ancel, P., Etude du développement des glandes de la peau des Batraciens et en particulier de la Salamandre terrestre, Arch. biol., T. 18.

1880 Batelli, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut Arch. mikr. Anat., Bd. XVII.

1885 Carrière, Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis, Arch. mikr. Anat., Bd. XXIV.

1905 Claus, C., Lehrbuch der Zool., 7. Aufl.

1866—69 Cope, On the structures and distribution of the genera of the arciferous anura, Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.

1885 Ders., On the evolution of vertebrata, progressive and retrogressive, The American Natural.

1886 Ders., On the structures and affinities of Amphiumidae, Proceed. Amer. Philos. Soc.

1881—93 Credner, die Stegocephalen aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes, Zeitschr. dt. geol. Gesellsch. Leipzig.

1883—85 Fritsch, A., Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, Prag.

1898 Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

1896 Göppert, Zur Phylogenese der Wirbeltierkralle Morphol. Jahrb., Bd. XXV.

1900 Hertwig, Lehrbuch der Zoologie. 5. Aufl.

1877 Kerbert, Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere, Arch. mikr. Anat., Bd. XIII.

1890 Klaatsch, Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb., Bd. XVI.

1873 Langerhans, Über die Haut der Larve von Salamandra maculosa, Arch. mikr. Anat., Bd. IX.

1867 Leydig, Molche der württembergischen Fauna, Arch. Naturgesch., Bd. XXXIII.

1873 Ders., Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien, Arch. mikr. Anat., Bd. IX.

1876 Ders., Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, Arch. mikr. Anat., Bd. XII.

1876 Ders., Die Hautdecke und Sinnesorgane der Urodelen, Morph. Jahrb., Bd. II.

1877 Ders., Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn.

1883 Leunis, Zool., 3. Aufl.

1895 Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.

1908 Nirenstein, Giftdrüsen von Salamandra maculosa, Arch. mikr. Anat., Bd. LXXII.

1908 Otto, Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten, Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XLIV.

1885 Paulicki, Über die Haut des Axolotls, Arch. mikr. Anat., Bd. XXIV.
1880 Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien Morphol. Jahrb., Bd. VI.
1839 Rusconi, Observations anatomiques sur la Siren mise en parallel avec le Protée, Pavie.
1887—90 Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, Bd. II.
1910 Schmidt, W. J., Das Integument der Voeltzkowia mira, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XCIV.
1893 Schuberg, Beitrag zur Kenntnis der Amphibienhaut, Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog.
1899 Sokolowsky, Über die äußere Bedeckung der Lacertilier Zürich.
1909 Versluys, Die Salamander und die ursprünglichsten Landtiere, Naturw. Wochenschr., N. F., Bd. VIII.
1863 Vaillant, Anatomie de la Sirène lacertina, Annal. sc. natur., Série 4, T. 18.
1896 Werner, Über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen, Sitz.-Ber. k. Akad. Wien, Math. naturw. Cl., Bd. LV.
1877 Wiedersheim, Über Neubildung von Kiemen bei Siren lacertina, Morph. Jahrb., Bd. III.
1909 Ders., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 7. Aufl.
1891 Wilder, A contribution to the anatomy of Siren lacertina, Zool. Jahrb., Bd IV.

Tafelerklärung.

Querschnitt durch die Haut des Kopfes von Siren lacertina I. Färbung nach v. Gieson, Vergr. ca. 70:1.

Beiträge zur Kenntnis der Serpuliden, speziell ihres Blutgefäßsystems.

Von

Eugen Lee, Glattfelden.

Mit Tafel XVIII—XXIII und 1 Figur im Text.

Vorwort, Material und Technik.

Vorliegende Arbeit wurde im zoologisch-vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich ausgeführt und erstreckt sich auf die folgenden Serpuliden: Protula intestinum Phil., Gr.; Vermilia multivaricosa Mörch; Hydroides pectinata Phil., Pomatoceros triquetroides D. Ch.; Serpula aspera Phil. und Salmacina aedificatrix Clpde.

Das konservierte Material erhielt ich von der zoologischen Station in Neapel, wo ich, während eines $3^1/_2$ monatlichen Aufenthaltes im Sommer 1909, Gelegenheit hatte, lebende Serpuliden, die ich zum Teil im Aquarium hielt, zu beobachten und selbst zu fixieren.

Ich war auf diejenigen Arten angewiesen, die durch das Schleppnetz heraufbefördert wurden, denn die meisten Serpuliden leben in beträchtlichen Tiefen auf dem Meeresgrund. Nach Lo Bianco (5) kommt Protula intestinum in Tiefen von 20—100 m vor; während Vermilia multivaricosa 35 m, Hydroides pectinata 1 m, Pomatoceros triq. 15—80 m, Serpula aspera 60—75 m und Salmacina aedificatrix 60—100 m unter der Wasseroberfläche auf dem Meeresboden leben.

Meinen Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel benutzte ich namentlich dazu, recht viel Material zu sammeln und zu fixieren, wobei verschiedene Flüssigkeiten verwendet wurden. Die besten Resultate ergaben Sublimat-Essigsäure (5—10%) und Gilsons Gemisch.

Für Kernfärbung verwendete ich namentlich Hämalaun und Hämatoxyline (Ehrlichs und Delafields), wobei zum Teil die Schnitte, zum Teil, bei kleineren Serpulidenformen, die ganzen

Stücke gefärbt wurden. Als Plasmafarbstoff leistete Eosin gute Dienste, indem es namentlich auch das Blut deutlich tingierte; in den Figuren habe ich denn auch überall das Blut, obschon es bei den Serpuliden grün gefärbt ist, rot dargestellt. Für die Differenzierung der Muskelelemente erwies sich die Eisenhämatoxylinfärbung am vorteilhaftesten und für die bindegewebigen Elemente, nach vorausgegangener Kernfärbung, das Van Gieson-Gemisch.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden zum größten Teil an Schnittpräparaten gemacht. Neben Paraffin — kam auch Celloidineinbettung der Objekte und Aufhellung von Totalpräparaten in Nelken — resp. Zedernöl zur Anwendung.

Einige Beobachtungen, z. B. bezüglich der Blutzirkulation, machte ich auch am lebenden Tier. Kleinere, lebende Serpulidenformen, wie Salmacina aedif. und Spirorbis Pagenstecherii, brachte ich auf einen Objektträger und setzte das Tier unter einem Deckgläschen einem schwachen Drucke aus, wobei der Darmblutsinus und die segmental abzweigenden Ringgefäße sich ziemlich deutlich verfolgen ließen. Ich unterließ es auch nicht, die Cölomflüssigkeit, die ich lebenden Serpuliden entnahm, frisch zu untersuchen; ferner injizierte ich die Leibeshöhle (mit Tusch und Karmin in physiologischer Lösung), um die Phagocytärorgane studieren zu können. Für die Injektion wählte ich, wegen seiner ansehnlichen Größe, Protula intestinum. Die Schnittpräparate, die ich in Zürich von den injizierten Objekten anfertigte, erwiesen sich aber als unbrauchbar, wohl weil die Dosis der injizierten Flüssigkelt eine zu große war und ich die Tiere nach der Prozedur vielleicht zu lange leben ließ (ein paar Stunden).

Um den Verlauf der feineren Blutgefäße besser verfolgen zu können und um zu erfahren, ob der Chloragogenbelag der Ringgefäße exkretorische Funktion habe, injizierte ich auch Blutgefäße; wegen seiner Größe kam wiederum nur Protula intestinum und zwar bloß das Bauchgefäß in Betracht, denn diese Blutbahn ist im Thorax ziemlich leicht zu verfolgen, indem sie direkt unter der Epidermis verläuft. Ich injizierte nach den Angaben der Mikrotechnik von „Lee und Mayer“, z. B. Karmin gelöst in Ammoniak und dasselbe Pulver, wie auch Tusch, in physiologischer Lösung. Das verhältnismäßig beste Resultat erhielt ich mit Preußischblau, gelöst in Gelatine. Der ganze Erfolg lohnte jedoch die aufgewendete Mühe und Zeit herzlich schlecht, denn

wegen der relativ kleinen Dimensionen des genannten Blutgefäßes kam zur Injektion nur eine ganz fein ausgezogene Glaskapillare in Betracht[1]), deren Spitze bei der geringsten Kontraktion des betäubten Tieres abbrach oder dann gar bald verstopft wurde; auch war ein Zurückfließen der injizierten Flüssigkeit, beim Zurückziehen des Glasröhrchens, selten zu vermeiden.

Nicht bei allen Serpuliden fiel es mir leicht, die Tiere aus der kalkigen Wohnröhre herauszutreiben. Von den verschiedenen Betäubungsmitteln erwies sich ca. 10%iger Alkohol am günstigsten, und zwar brachte ich die Tiere, die sich bei der geringsten Beunruhigung in die Röhre zurückziehen, in ein hohes Becherglas, daß zu neun Teilen mit Wasser gefüllt wurde und zu einem Teil mit 70%igem oder reinem Alkohol (je nach der Größe des Tieres), den ich vorsichtig auf das Wasser goß, so daß er nur allmählig in die Tiefe diffundierte, wobei die Tiere die Röhre entweder ganz verließen oder den Körper zum Teil aus derselben herausstreckten, worauf er ganz herausgezogen oder herausgeschüttelt werden konnte.

Dieses Überschichtungsverfahren mit Alkohol erwies sich als Betäubungsmittel für alle Serpuliden wirksam, ausgenommen die Spirorbisarten, die ich aber auch durch alle anderen Betäubungsmittel (wie Chloroform, Kokain usw.) nicht aus ihrer Röhre zu vertreiben vermochte. Da ein Aufbrechen oder Zerdrücken der posthornartig aufgewundenen Röhre die kleinen Tierchen immer beschädigte, griff ich zu Fixierungsflüssigkeiten, die zugleich entkalken, wie z. B. GILSONs Gemisch; wie die Präparate aber nachher ergaben, waren sämtliche Objekte mazeriert und so ließ ich die Untersuchung an dieser Serpulidenform fallen. An ganz vereinzelten, lebenden Objekten dieser Gattung konnte ich also nur (bei Druck unter einem Deckglas) den Darmblutsinus, die segmental abzweigenden Ringgefäße und in den Kiemenfäden je ein einziges Gefäß beobachten.

Auf eine einfache Art, wie sie bereits JAQUET angewendet hat, gelang es mir, lebende Protula intestinum, ohne sie vorher betäuben zu müssen, aus der Wohnröhre zu treiben, indem ich nämlich den mit der Unterlage verwachsenen Anfangsteil der Röhre loslöste, hierauf mit einer Pinzette das geschlossene Röhrenende aufbrach und kräftig in die Röhre hineinblies, worauf das Tier, nach einigem Widerstreben, seine ungemütliche Wohnung verließ.

---

1) Besondere Injektionsapparate standen mir nicht zur Verfügung.

Gesamtorganisation der Serpuliden.

(Überblick).

Ich beabsichtigte ursprünglich, nur das Blutgefäßsystem der Serpuliden zu untersuchen; da aber ein Organsystem mit den anderen immer in Wechselbeziehung steht und für sich allein nicht gut dargestellt werden kann, richtete ich meine Aufmerksamkeit auch auf die gesamte Anatomie unserer Serpulidenformen.

Zur Orientierung und zum besseren Verständnis des Blutgefäßsystems möchte ich also zuerst eine kurze Schilderung der Gesamtorganisation der Serpuliden vorausschicken, unter Erwähnung der allgemeinen, auf das Hämocöl wirkenden Organisationsverhältnisse.

Die Serpuliden sind ausschließlich marine Formen, die auf dem Meeresgrund eine exquisit tubikole Lebensweise führen. Die kalkige Röhre (Fig. 1, Taf. XVIII), welche die Serpulidenlarven nach ihrem Festsetzen auf Steinen, Muscheln, Schneckenschalen, Korallen, Pflanzen usw. sofort auszuscheiden beginnen, wird zeitlebens nicht mehr verlassen, oder dann nur, wie Beobachtungen ergeben haben, kurz vor dem Absterben der Tiere. Erwachsene Formen sind auch nicht mehr imstande, eine neue Wohnröhre zu bauen, wie bereits Soulier (49) durch das Experiment konstatieren konnte. Mit dem Röhrenbau und der festsitzenden Lebensweise hängen gewisse anatomische und physiologische Erscheinungen aufs engste zusammen, so vor allem die Kiemenverhältnisse.

Die Kiemen (Fig. 1, Taf. XVIII) sind nicht mehr Anhänge der Parapodien und sind nicht auf den ganzen Körper verteilt, wie bei den erranten Polychäten, sondern sie sind alle an das orale Körperende gedrängt. Halbkreis-, kreis- oder spiralförmig umstellt der Atmungsapparat (Tentakelkranz) die terminale Mundöffnung, (die bei den Larven noch ventral liegt). Der Kopfkiemenkranz wirkt natürlich zurück auf das Blutgefäßsystem.

Auffällig stark ist die Entwicklung der Kiemen, die ausgebreitet einem Federbusch gleichen (Fig. 1, Taf. XVIII) und mit dem vorderen Körperende gewöhnlich aus der Röhrenmündung ragen, bei Beunruhigung aber schnell zurückgezogen werden können. Die starke Ausbildung des Tentakelkranzes findet ihre Erklärung darin, daß letzterer nicht bloß im Dienste der Atmung, sondern auch der Nahrungsaufnahme steht, wie bereits Meyer und Soulier

beobachtet haben. Ohne daß das Tier seine Röhre zu verlassen hat, werden die kleinsten Nahrungspartikelchen, die vorwiegend, wie aus dem Darminhalt ersichtlich ist, aus einzelligen Lebewesen bestehen, auf ganz passive Art aufgenommen: was mit den Kiemen in Berührung kommt, kann dem Munde zugeführt werden. Vielleicht ist die Nahrungsaufnahme die Hauptfunktion des Tentakelapparates.

Die Mundhöhle wird von zwei bewimperten Lippen, einer oberen und einer unteren gebildet (Fig. 21, Taf. XX; Fig. 42 *ol*, *ul*, Taf. XXI), welche seitlich an die basalen Stücke der Kopfkiemen befestigt sind und bei kleineren Formen, wie z. B. Salmacina einfache, horizontal ausgespannte Hautfalten darstellen. Bei den größeren Formen, wie bei Protula intestinum, Vermilia multivaricosa und den anderen bereits früher erwähnten Serpuliden, zieht sich die Unterlippe in den Kiementrichter hinein und bildet, der Basis der Kiemenstrahlen entlang ziehend, eine bewimperte Rinne. Sämtliche Kiemenstrahlen, die zusammen einen weiten Trichter darstellen, sind aber auch mit einer Flimmerrinne versehen (Fig. 25, Taf. XX; Fig. 70 *ri*, Taf. XXIII), sowie die sekundären Kiemenfäden (Pinnulae), die an den wulstförmigen Kanten der letzteren sitzen. Indem die Flimmerrinnen der Pinnulae kontinuierlich in diejenigen der Kiemenstrahlen und diese in die an ihrer Basis sich hinziehende Wimperrinne der Unterlippe übergehen (Fig. 25, 26, Taf. XX), werden feine Nahrungspartikelchen, die mit der Innenseite der Kiemen in Berührung kommen, durch die oralwärts gerichtete Flimmerbewegung der Mundhöhle zugeführt. Die Art der Nahrung, die aufgenommen wird, läßt auch leicht das Fehlen von irgendwelchen Kauapparaten erklären.

Außer bei Protula und Salmacina verwandelt sich bei den übrigen Serpuliden je ein Kiemenfaden (bei Filograna zwei) zu einem gestielten Deckel, mit dem beim Zurückziehen des Körpers die Öffnung der Röhre verschlossen werden kann. Die verschiedene, zum Teil recht zierliche Ausbildung des Deckels ist von Grube (22) als systematisches Merkmal zur Unterscheidung der Serpulidengattungen verwendet worden, während St. Joseph (44) eine Einteilung derselben namentlich auf die Form der Borsten basiert.

Der Körper der Serpuliden ist deutlich biregional, er zerfällt in Thorax und Abdomen.

Der Brustabschnitt ist äußerlich vor allem gekennzeichnet durch eine flügelartig ausgespannte Haut (Fig. 27, Taf. XX; Fig. 40, Taf. XXI; Fig. 53, Taf. XXII; Fig. 75 *thm*, Taf. XXIII) die sog. Brust-

oder Thoraxmembran, die auf den lateralen Seiten des Thorax als Ausbuchtung der Körperwand ihren Ursprung nimmt und vorn in den sog. Halskragen übergeht (Fig. 1, Taf. XVIII; Fig. 45 *kr*, Taf. XXI). Die Brustmembran, die typisch ist für sämtliche Serpuliden, schließt zwischen den beiden Epidermisblättern, aus denen sie vorwiegend besteht (Fig. 40, Taf. XXI), Bindegewebe, Muskeln, vielleicht auch Nerven, und vor allem zahlreiche Blutgefäße ein, auf die wir später zurückkommen.

Ganz abweichend vom allgemeinen Annelidentypus sind bei unseren Serpuliden die Exkretionsorgane, die Nieren. Entsprechend der tubikolen Lebensweise sind sie gegen das vordere Körperende gerückt und treten in Gestalt paariger Thorakalnieren auf, die als gewundene Schläuche in den zwei vordersten Segmenten liegen (siehe die diversen Quer- und Längsschnitte durch den vorderen Thorax) (z. B. Fig. 2—8, Taf. XVIII; Fig. 24, 27, Taf. XX; Fig. 45, Taf. XXI; Fig. 53, 57 *ns*, Taf. XXII). Diese schlauchförmigen Exkretionsorgane kommunizieren durch einen offenen Wimpertrichter mit dem Cölom des Kopfmundsegmentes (Fig. 4—6, Taf. XVIII; Fig. 27, Taf. XX; Fig. 57, Taf. XXII; Fig. 67 *tr*, Taf. XXIII) und vereinigen sich median dorsalwärts zu einem gemeinschaftlichen Ausführungskanal (Fig. 2—5, Taf. XVIII; Fig. 21 *nag*, Taf. XX) der durch einen Porus (Fig. 21 *np*, Taf. XX) dorsal in der Mitte zwischen den beiden Basalstücken der Kopfkiemen nach außen mündet. Haswell, W. A. (23) hat bei Eupomatus, Serpula und Pomatoceros die Thorakalniere als „single elongated sac" beschrieben. Dieser Schilderung kann ich nicht ganz beistimmen; die Exkretionsorgane von Hydroides (Eupomatus) Serpula und Pomatoceros sind nicht bloß ovale Drüsensäcke, sondern, wie Ed. Meyer (32, p. 715) richtig vermutete, stellt auch bei den genannten Serpuliden jede der beiden Thorakalnieren einen gewundenen Schlauch dar, dessen Wandungen sich allerdings berühren, so daß in toto ein einheitlich erscheinendes, kompaktes Gebilde entsteht (Fig. 8 *ns*, *tr*, Taf. XVIII; Fig. 45, Taf. XXI; Fig. 58, Taf. XXII), wie bei Protula intestinum. Ed. Meyer vermutete, gestützt auf die Schilderung, die Haswell von dem Exkretionsapparat von Vermilia gibt, daß die Nierenschläuche sich hier wohl durch mehrere Zonite erstreckten und so Vermilia eine vermittelnde Stellung zwischen Serpuliden und Sabelliden einnehme, bei welch letzteren, wie z. B. Spirographis Spall., die Exkretionsorgane den ganzen Thorax, also eine ganze Anzahl von Segmenten durchziehen. Schnittserien zeigten mir aber, daß auch bei Ver-

milia multivaricosa (Fig. 24 *ns*, Taf. XX) die gewundenen Nephridialschläuche nur in den beiden ersten Segmenten liegen; das Verhalten, wie es E. Meyer für die Nieren von Vermilia vermutete, fand ich aber bei Pomatoceros triq. verwirklicht, indem bei dieser Art die Nierenschläuche sich bis ins 5. Segment erstrecken.

Bezüglich der Verbindung des Exkretionsapparates mit der Cölomflüssigkeit bei den zitierten Serpuliden, schreibt Haswell: „I can find no opening into the perivisceral cavity.“ Ich kann aber Ed. Meyers diesbezüglichen Fund, wie er ihn speziell für Psygmobranchus dargestellt hat, für die von mir untersuchten Serpuliden (mit Ausnahme von Salmacina) nur bestätigen: der exkretorische Abschnitt der Nephridialschläuche steht durch einen offenen Wimpertrichter mit der Cölomhöhle des 1. Segmentes in Kommunikation (Fig. 4—6, Taf. XVIII; Fig. 27, Taf. XX; Fig. 57, Taf. XXII; Fig. 67 *tr*, Taf. XXIII). Dieser Wimpertrichter geht abdominalwärts in einen englumigen Trichterkanal über (Fig. 7, 8 Taf. XVIII; Fig. 27. Taf. XX; Fig. 53, 58 *trc*, Taf. XXII), der nach vorn umbiegt, um sich in den exkretorischen Abschnitt der Niere zu erweitern. In meinen Präparaten von Salmacina sah ich keine Kommunikation zwischen Cölom und exkretorischem Nierenabschnitt; letzterer erscheint abdominalwärts blindsackartig geschlossen, auf welche Erscheinung auch Malaquin (60) aufmerksam macht.

Nicht zu verwundern ist es, daß ein dichtes Gefäßnetz die exkretorischen Teile der Thorakalnieren umspinnt (z. B. in Fig. 8, Taf. XVIII) und in der Thorakalmembran wie auch in dem Halskragen und den ventralen Partien der Thoraxwandung eine reiche Vaskularisation anzutreffen ist (Fig. 5—8, Taf. XVIII). In der verdickten ventralen Wandung der thorakalen Segmente, den sog. Bauchschildern, liegen nämlich, wie auch im Halskragen, sehr zahlreiche kolbenförmige Drüsenzellen, die vor allem einen kalkhaltigen Schleim absondern, der zum Aufbau der Wohnröhre dient. Auf genauere Darstellung der Bauchschilddrüsen habe ich in meinen Figuren verzichtet und bloß schematisch die polsterartigen, drüsigen Integumentverdickungen auf der Ventralseite des Brustabschnittes angedeutet.

Nur schematisch habe ich auch, der Einfachheit halber, die Epidermis (Hypodermis) der Körperwand gezeichnet, indem ich erstere fast überall als eine epitheliale Schicht, aus hohen zylindrischen Zellen bestehend, wiedergab. Ich möchte aber, um einem Irrtum vorzubeugen, dazu bemerken, daß die Epidermis

der Serpuliden nicht aus gleichartigen schön nebeneinanderliegenden, einfach zylindrischen Zellen besteht — welchen Eindruck man zwar in Präparaten leicht erhält, wenn die Drüsenzellen ihren Inhalt entleert haben und dadurch die Stützzellen näher aneinander treten — sondern aus eigener Anschauung kann ich die Beobachtungen von SOULIER (49), dem wir sehr eingehende Untersuchungen über die Epidermis der tubikolen Anneliden verdanken, nur bestätigen: die Epidermis stellt überall ein alveoläres Geflecht dar; dieses besteht aus schlanken, nach innen in einen oder mehrere feine Fäden auslaufenden Stützzellen („fibrocellules de soutien", wie sie SOULIER nennt), welche voluminösere, schlauch- oder birnförmige Drüsenzellen („fibro-cellules glandulaires") einschließen. An der Basis der epithelartig angeordneten Stütz- und Drüsenzellen schieben sich, und zwar in verschiedener Höhe, Ersatzzellen ein. In Fig. 35, Taf. XX habe ich eine besonders typische Stelle aus der Epidermis genauer dargestellt.

Der Halskragen, in dessen Epidermis wie in den Bauchschildern viele der genannten kolbenförmigen Drüsenzellen vorkommen, nimmt wohl in hervorragendem Maße an dem Röhrenaufbau teil, was sich auch aus dem Umstand vermuten läßt, daß, wie aus der Fig. 1, Taf. XVIII ersichtlich ist, die Lappen des Kollare über den Rand der Röhre geschlagen werden und man am letzteren, namentlich bei jüngeren Stadien, ähnlich wie am Schalenrand von Mollusken, neue Zuwachsringe findet, die anfänglich sehr dünn und durchsichtig sind (was auch SOULIER konstatierte) und die wohl von innen durch die Absonderung der Bauchschilddrüsen und vielleicht der Drüsen der ganzen Körperoberfläche verstärkt werden.

Dem normalen Bau der Leibeswandung der Anneliden entsprechend, folgen bei den Serpuliden auf die Epidermis, die von der Cuticula bedeckt wird, die Ring- und darunter die Längsmuskelschicht. Sehr mächtig ist im Thorax und Abdomen die Längsmuskulatur, die ja bei allen Anneliden über die Ringmuskularis dominiert, entwickelt; die Längsmuskeln gruppieren sich bei unseren Tieren zur Hauptsache aus zwei hämalen und zweu neuralen Bündeln, wovon die ersteren besonders stark ausgebildet sind (siehe die diversen Querschnitte durch Thorax und Abdomen [z. B. Fig. 2—8, Taf. XVIII; Fig. 27—29 *hm, nm*, Taf. XX]) und bei teilweisem Schwund des dorsalen Mesenteriums zu einem einzigen verschmelzen können (Fig. 64, Taf. XXIII). Die Ringmuskelschicht, die nur aus wenigen Fasern besteht (Fig. 10,

Taf. XVIII; Fig. 20 *rmf*, Taf. XIX) konnte ich manchmal in meinen Präparaten kaum konstatieren und darum kommt sie auch in gewissen Figuren nicht immer deutlich zum Ausdruck.

Die Elemente der Längsmuskulatur des Körpers stellen langgestreckte, flache Bänder dar, die im Querschnitt fast durchweg eine regelmäßige fiederige Anordnung aufweisen (Fig. 2—8, Taf. XVIII; Fig. 10, Taf. XVIII; Fig. 27—29, Taf. XX; Fig. 63, Taf. XXII) Reichliches mit Kernen versehenes Bindegewebe umhüllt die Muskelbündel und schiebt sich auch zwischen die Muskellamellen hinein.

Gegen die Leibeshöhle werden sämtliche Organe durch das Peritoneum, das epithelartig alle cölomatischen Hohlräume auskleidet, abgeschlossen. In den Figuren, die ich nur bei schwacher Vergrößerung nach Präparaten zeichnete, wie z. B. Querschnitte vom ganzen Körper, ist das Peritoneum meist nur schematisch wiedergegeben.

Die Darmverhältnisse werde ich später, anläßlich der Besprechung der Struktur der Hämocölwandungen eingehender schildern und erwähne hier bloß, daß das Darmrohr (Fig. 21—23, Taf. XX), welches den ganzen Körper durchzieht, mit einem kurzen Ösophagus beginnt, der sich, nach Passierung des zweiten Dissepiments, zu einem resorbierenden Abschnitt, dem Mittel- oder Magendarm erweitert. Der Ösophagus, den ich in den Zeichnungen meist schematisch wiedergegeben habe (in Fig. 67, Taf. XXIII dagegen detaillierter ausgeführt), zeigt eine ganz ähnliche Struktur wie die Körperepidermis, indem nämlich seine Wandung auch aus Stütz- und Schleimzellen besteht, welche ebenso wenig wie in der Körperwand schön regelmäßig nebeneinander liegen, da basalwärts zwischen sie hinein, in verschiedener Höhe, Ersatzzellen sich schieben.

In besonders großer Anzahl finden sich die Schleimdrüsen im vorderen Abschnitt des Ösophagus, entsprechend ihrer Funktion, die sie wohl zu leisten haben, nämlich die Beförderung der Nahrung in den verdauenden Abschnitt zu erleichtern. Von Bindegewebssträngen eingehüllt, umgibt eine ansehnlich entwickelte Ringmuskelschicht den Ösophagus. In dem maschigen Bindegewebe, das ihn weiterhin umhüllt, verlaufen zahlreiche Blutgefäße, auf die wir noch zurückkommen. Aus den verschiedenen Querschnitten durch die Ösophagealgegend (z. B. Fig. 2—8, Taf. XVIII; Fig. 27, Taf. XX; Fig. 53, 57, Taf. XXII; Fig. 67, Taf. XXIII) ist leicht ersichtlich, daß der Ösophagus sich nach innen in zahlreiche Falten legt, wodurch sein ohnehin kleines Lumen noch

mehr eingeengt wird. Auf die Histologie des Mitteldarmes wird später eingetreten.

Die Dissepimente und Mesenterien, deren Beziehungen zum Hämocöl für uns von größter Wichtigkeit sind, fand ich in den sämtlichen untersuchten Serpuliden aufs schönste ausgebildet.

Was das Nervensystem der Serpuliden anbetrifft, kann ich mich ganz kurz fassen, denn die gründlichen Untersuchungen von Ed. Meyer (33) haben auch hierin die Verhältnisse bei den Serpulaceen genügend aufgeklärt. Ich erwähne bloß, daß das zentrale Nervensystem ein typisches Strickleitersystem darstellt, bestehend aus einem dorsalen, stark entwickelten Schlundganglion (Gehirn [Fig. 2, Taf. XVIII; Fig. 21, Taf. XX; Fig. 42 *g*, Taf. XXI] das nach rückwärts durch zwei kräftige Stränge [Fig. 2—8 *b*, Taf. XVIII] den Schlundkommissuren, mit dem den ganzen Körper durchziehenden und aus zwei gesonderten Strängen bestehenden Bauchmark in Verbindung steht. In den einzelnen Segmenten weisen die Bauchmarkstränge je zwei Paar schwach angeschwollener Ganglien auf, die durch Querkommissuren in Verbindung stehen. Besonders typisch für die Serpuliden, worauf schon Claparède hinwies, sind die mächtig entwickelten Neurochorde (Röhrenfasern), welche die Bauchmarkstränge bis zum Gehirn begleiten (z. B. in Fig. 20 *ch*, Taf. XIX). In der lateralen Partie des Gehirns, das im 1. Somit zwischen den Wurzeln der beiden Kopfkiemen liegt, finden sich nach Ed. Meyer (33) bei Eupomatus lunuliferus Clpde. und Psygmobranchus protensus rechts und links die mit Augen versehenen optischen Zentren, nämlich je ein Paar Augengruppen, die dicht unter der Epidermis liegend, jederseits aus einer Mehrzahl von kleinen, je eine Linse enthaltenden Pigmenturnen bestehen. Augen von dem gleichen Habitus und derselben Lage konnte ich bei Hydroides pectinata, Protula intestinum, Vermilia multivaricosaund Serpula aspera beobachten (Fig. 45, 48, Taf. XXI) und zwar besteht das Pigment aus einer rotbraunen Masse, in der die kugeligen Linsen eingesenkt erscheinen.

Die Parapodien der Serpuliden sind zweiästig; der obere Ast ist warzen- und der untere wulstförmig und im Thorax sind die oberen Fußstummeln mit Pfriemenborsten, die unteren mit Hakenborsten versehen, während im Abdomen gerade das Umgekehrte der Fall ist (Fig. 28, 29 *bb*, *hw*, Taf. XX). Mit dieser verschiedenartigen Ausrüstung der neuralen und hämalen Chätopodien, die gleichsam Steigeisen repräsentieren, können unsere

Tiere in ihrer Röhre auf- und niedersteigen. Die Form der Borsten ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden; statt einfacher, nadelförmiger Gebilde, treten auch vorn verbreiterte und mit Zähnchen versehene auf. Am Thorax sind die hämalen und neuralen Chätopodien höher inseriert als am Abdomen, und zwar liegen die Borsten unter der Thorakalmembran, in Ausbuchtungen derselben. Diese Lage bedingt, was ich namentlich an Protula intestinum beobachtete, daß durch die Tätigkeit der langen Borstenbündel die Brustmembran fast fortwährend sich in undulierender Bewegung befindet, was ohne Zweifel ihre respiratorische Tätigkeit erhöht. Da der Körper der Serpuliden bei weitem nicht die ganze Wohnröhre, weder in der Länge noch im Durchmesser ausfüllt, kann das die Röhre umgebende Meerwasser leicht mit dem in der Röhre befindlichen kommunizieren.

Topographie des Blutgefäßsystems.

Verschiedene Autoren haben sich schon mit dem Blutgefäßsystem der sedentären Polychäten und namentlich mit dessen Topographie beschäftigt. Ich möchte im folgenden zuerst eine Zusammenfassung der aus der Literatur bekannten wichtigsten Befunde, die sich auf das Hämocöl der Serpuliden beziehen, wiedergeben, um nachher das Gefäßsystem nach eigenen Beobachtungen zu schildern. In einem sehr wichtigen strittigen Punkt, bezüglich des Rückengefäßes bei Protula intestinum, bin ich zu einem ganz andern Resultat gekommen als Claparède (13) und Jaquet (25).

Nur beiläufig erwähne ich die Arbeiten von Milne Edwards (36), Grube (21) und Quatrefages (41), welche die wichtigsten Gefäße der den Serpuliden sehr nahe stehenden Sabelliden beschrieben. Weit detaillierter wurde die Blutzirkulation bei den Serpulaceen durch den Genfer Forscher Claparède (13) geschildert, vor allem bei Spirographis Spal., auf welche Darstellung ich eintreten muß, indem Claparède der Schilderung des Blutumlaufes genannter Gattung hinzufügt (p. 82): „Dans la tribu des Serpulides, la circulation a lieu exactement comme dans celle des Sabellides“ und auf Taf. VIII entsprechende Abbildungen für Protula intestinum wiedergibt.

Claparède weist in seiner Darstellung ganz richtig auf die blind endenden Gefäße in den Kiemenstrahlen hin, ferner auf das Vorhandensein des großen Darmblutsinus, der den ganzen Magendarm bespült und auf das Bauchgefäß, das den ganzen

Körper, vom Schwanzende bis zum Übergang des Magendarmes in den Ösophagus, durchzieht; was den weiteren Verlauf der Hauptblutbahnen in der Ösophagealgegend anbetrifft, zitiere ich die diesbezügliche Stelle in seiner Arbeit wörtlich, weil ich in meinen Untersuchungen zu einem wichtigen anderen Resultat kam.

Claparêde schreibt (13, p. 79): „Au bord antérieur de l'estomac, c'est-à-dire au point où cet organe se prolonge en avant, en se rétrécissant pour former l'oesophage, le sinus cesse. Il donne naissance à une multitude de petites branches vasculaires qui, s'anastomosant entre elles, forment de nombreuses circonvolutions et constituent deux énormes plexus (Pl. I, fig. 9 *pl*) aux côtés de l'oesophage. Au niveau même de la jonction de l'oesophage et de l'estomac le vaisseau ventral existe encore (fig. 9 *vv*) appliqué à la face inférieure du tube digestif, mais il ne tarde pas à se diviser et à se confondre dans le plexus. A ce niveau une section transversale du ver montre nulle part de gros vaisseaux, seulement les deux énormes plexus périoesophagiens, formés par des vaisseaux capillaires. C'est dans ce réservoir plexiforme qu'a lieu, comme nous le verrons, le mélange du sang veineux et artériel qui forme le trait caractéristique de la circulation des Serpuliens. Ce plexus capillaire n'a qu'une très faible étendue, à peu près la longueur d'un segment (Pl. II, fig. 1 *pl*). Plus en avant il diminue d'importance, une foule de ses branches se réunissant pour former de gros vaisseaux, destinés à porter le sang dans la partie antérieure du ver. Ce sont d'abord les vaisseaux de la collerette (Pl. I, fig 7 v^1) qui vont former un réseau capillaire d'une richesse extraordinaire dans la base ventrale de cet organe (Pl. II, fig 4 et 5). Un autre vaisseau, dérivé du plexus oesophagiens est placé immédiatement au-dessus de l'oesophage (Pl. I, fig. 7 et surtout Pl. III, fig 7 *v*) et va se distribuer au tissu connectif qui entoure les ganglions cérébraux. Mais les plus importants de ces vaisseaux sont deux troncs branchiaux (Pl. I, fig 7 *v*), l'un destiné à la moitié droite, l'autre à la moitié gauche de l'áppareil respiratoire.“

Entsprechend der Auffassung vom Verlauf der Blutgefäße in der Ösophagealgegend kommt Claparède also zu der Ansicht, daß in dem ösophagealen Gefäßplexus eine Mischung des arteriellen und venösen Blutes stattfinde, indem das von den Kiemen zurückkehrende arterielle Blut sich mit dem vom Sinus herkommenden venösen menge, und auch das ventrale Gefäß, das nach unserem Genfer Forscher aus dem Plexus („rèservoir commun“)

seinen Ursprung nimmt, kann folglich nicht die Rolle einer arteriellen Blutbahn für die Organe, die es mit Blut versorgt, spielen.

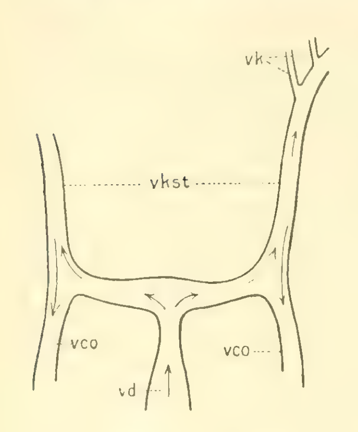
Dieses Verhalten kam auch CLAPARÈDE merkwürdig vor und er fügt bei (p. 82): „Il est possible d'ailleurs, que l'organisation du plexus soit telle, que la plus grande partie du sang oxygéné soit conduite presque directement au vaisseau ventral et que le mélange soit moins complet qu'il ne le paraît au premier abord. Mais l'enchevêtrement des vaisseaux dans le plexus est trop considérable pour qu'on puisse espérer une solution à cette question."

Der Ansicht von CLAPARÈDE bezüglich des Verlaufes der Hauptblutgefäße in der Ösophagealgegend schließt sich JAQUET (25, p. 63—68), der Protula intestinum hierin untersuchte, an, indem er, auf CLAPARÈDE verweisend und ohne näher darauf einzutreten, auch einen Gefäßplexus annimmt, der zwischen Darmsinus und Bauchgefäß einerseits und den übrigen Ösophagealgefäßen andererseits eingeschaltet sei.

Meine eigenen Untersuchungen bei Protula intestinum und den übrigen Serpuliden haben aber hierin zu Resultaten geführt, die in vollem Einklang stehen mit den Befunden von HASWELL bei den australischen Gattungen Eupomatus und Pomatoceros (23, p. 3—7) und den sehr exakten Untersuchungen von ED. MEYER bei Psygmobranchus protensus (33, p. 575—576). Das Verhalten von Psygmobranchus bezüglich des Blutgefäßsystems erachtet MEYER für die Serpuliden als allgemein gültig.

Die Fig. 2—8, Taf. XVIII, die ich nach Präparaten aus einer Querschnittserie durch die Ösophagealgegend von Protula intestinum zeichnete und die Figg. 9, 12, Taf. XIX, die vertikale Längsschnitte durch die genannte Region illustrieren, zeigen aufs deutlichste, daß CLAPARÈDE und JAQUET im Irrtum sind, wenn sie das Vorhandensein eines eigentlichen Rückengefäßes bei Protula in Abrede stellen. Die Größe des Gefäßes und seine Lage schließen auch jeden Irrtum, daß es sich hier bei Protula intestinum etwa nicht um das Vas dorsale der übrigen Serpuliden handle, aus, denn außer ihm sind nur feine Blutbahnen vorhanden, die bezüglich ihres Lumens in keiner Weise mit dem Rückengefäß vergleichbar sind und die das den Ösophagus umgebende, lockere Bindegewebe in einem dichten Netz, welches wohl den beiden „plexus oesophagiens" (CLAPARÈDE) entspricht, durchsetzen. Auf das Genaueste konnte ich auch die kontinuierliche Fortsetzung des Rückengefäßes in den Sinus, am Übergang des Ösophagus in den Magendarm, feststellen (Fig. 8, Taf. XVIII; Fig. 12,

Taf. XIX), wie auch die Spaltung der dorsalen Blutbahn dicht hinter dem Gehirn in die beiden Schlundring- und die bald davon abzweigenden Kiemengefäße (Fig. 2—5, Taf. XVIII und Textfigur 1), welche Verhältnisse ganz in Einklang mit dem Verhalten der entsprechenden Gefäße der übrigen Serpuliden stehen. Die gezeichneten diversen Quer- und Längsschnitte durch die Ösophagealgegend unserer Serpulidenformen (Fig. 27, 30 *a*—*c*, Taf. XX; Fig. 53, 57, Taf. XXII: Fig. 75, 76, Taf. XXIII) mögen das Gesagte bestätigen. Wie aus den Fig. 2—8 *vco*, Taf. XVIII ersichtlich ist, nimmt auch das Bauchgefäß von Protula intestinum nicht seinen Weg durch einen Gefäßplexus, wie CLAPARÈDE und JAQUET annahmen, sondern es entspringt, dem allgemeinen Verhalten des Ventrale der Familie entsprechend, aus den beiden Schlundringgefäßen, die vom Rückengefäß weg gesondert nach hinten ziehen, um sich auf der Grenze zwischen Ösophagus und Magendarm zum medianen Vas ventrale zu vereinigen (Fig, 8, Taf. XVIII).



Textfig. 1. Schema.

So steht es für mich ganz außer Zweifel, daß von einem „reservoir commun“ (CLAPARÈDE) zwischen Blutsinus, Ventralgefäß und den Ösophagealgefäßen keine Rede sein kann; damit wird nun aber auch der Blutkreislauf bei Protula intestinum in ein helleres Licht gerückt: er ist nämlich derselbe wie bei den übrigen Serpuliden, worauf später zurückgekommen wird.

Warum genannter Irrtum sich bei CLAPARÈDE einschleichen konnte, läßt sich vielleicht daraus erklären, daß sich die Gefäße bei der Fixierung leicht kontrahieren und, wenn das Blut aus dem Rückengefäß verdrängt worden ist, es einem schwer fällt, in dem sehr lockeren, grobmaschigen Bindegewebe die betreffende Blutbahn sicher zu erkennen. Den Verlauf des Rückengefäßes bei Protula intestinum konnte ich am schönsten in Präparaten, die von einem in Celloidin eingebetteten Exemplar stammten, beobachten. Erwähnt sei auch, daß SOULIER (49) in den Figuren für Protula Meilhaci ein Rückengefäß eingezeichnet hat.

Nachdem ich die Topographie der Blutgefäße in der Ösophagealgegend, im Anschluß an die Arbeiten von CLAPARÈDE und

Jaquet, der Schilderung der übrigen Hauptblutbahnen vorausgenommen habe, gehe ich zur Beschreibung der letzteren und der Blutzirkulation überhaupt über.

Wie sich aus Quer- und Längsschnitten durch unsere Serpulidenformen (Fig. 10, Taf. XVIII; Figg. 21—23, Taf. XX; Figg. 28, 29, Taf. XX; Figg. 79—81 *si*, Taf. XXIII) ergibt und wie ich zum Teil am lebenden Material während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel feststellen konnte, erscheint bei den Serpuliden als Zentralorgan des Blutumlaufes ein sog. Darmblutsinus, der den ganzen Darm, vom Anus bis zum Übergang des Darmrohres in den Ösophagus, rings umgibt. Diese Blutbahn ersetzt in ihrem Bezirk bei den Serpuliden das Rückengefäß anderer Anneliden. Das Lumen des Sinus ist nicht überall gleich groß, denn wie der Darm an den Segmentgrenzen eine gewisse Einschnürung erfährt, so ist dies auch für den Sinus der Fall; selbst auf diversen Querschnitten durch dasselbe Segment zeigt er nicht überall dieselbe Ausdehnung, weil die Kontraktionswellen, die in seiner äußeren Wandung auftreten, beim Abtöten des Tieres ja in einem gewissen Zustand fixiert werden. Daß die Sinuswandung kontraktil ist, läßt sich schon an lebenden Objekten konstatieren; die Bewegungen sind antiperistaltische, ziehen also von hinten nach vorn, wodurch die im Sinus enthaltene Blutflüssigkeit in das Rückengefäß, in dessen Wandungen der Sinus kontinuierlich übergeht, getrieben wird. Durch diese antiperistaltischen Bewegungen wird die Beförderung der aufgenommenen Nahrung durch den Darmkanal wohl kaum stark beeinträchtigt, da das Darmepithel stark bewimpert ist (Figg. 21 bis 23 *etc*, Taf. XX) und das Flimmerepithel die Fortbewegung des Darminhaltes vollauf übernimmt. Aus dem Rückengefäß strömt das Blut in den gemeinsamen kurzen Stamm der Schlundring- und Kiemengefäße, um hierauf in die letzteren einzutreten und zwar senden die Gefäßstämme der Kiemen in jeden der fächerförmig ausstrahlenden Kiemenfäden je eine einzige Blutbahn (Fig. 25, Taf. XX; Fig. 44, Taf. XXI; Fig. 70 *vk*, Taf. XXIII) und diese ihrerseits zweigt je ein blind endendes Gefäßästchen in die Kiemenfädchen ab. In den Kiemen der Serpuliden läßt sich also nicht ein zu- und abführendes Gefäß, wie es sonst in den Respirationsorganen der meisten Anneliden der Fall ist, unterscheiden. Dieses ganz primitive Verhalten, daß in demselben Gefäß das Blut hin- und zurückströmt, welche Tatsache am lebenden Tier beobachtet werden kann und schon von Grube für die

Hauptstämme der Kopfkiemen erkannt wurde, zeigt sich übrigens auch in den blind endenden Gefäßen des Halskragens und der Thorakalmembran (Fig. 14, Taf. XIX) der Serpuliden. An lebenden Protula intestinum konnte ich feststellen, daß die Blutflüssigkeit in den Kiemengefäßen ungefähr 15 Sekunden verweilt und die darauf folgende Kontraktion ca. 5 Sekunden andauert, so daß also jeweils nach ca. 20 Sekunden das Blut aus den genannten Gefäßen wieder verschwunden ist. Bei den kleineren Serpulidenspezies habe ich für das jeweilige Zurücktreiben resp. Erscheinen des Blutes in den Kiemengefäßen kürzere Zeiten beobachtet, z. B. bei Hydroides pectinata dauert die Kontraktion genannter Gefäße ca. 2 Sekunden, worauf das Blut sofort in die Kiemen hineinschießt und dort ca. 3 Sekunden verweilt.

Von den Kiemengefäßstämmen weg nimmt das zurückgetriebene Blut seinen Weg durch die beiden Schlundringgefäße (s. Textfig.) und so wird das in den Kiemen mit Sauerstoff beladene Blut dem Bauchgefäß zugeführt, an dem man in der Thorakalgegend regelmäßig sich folgende Kontraktionswellen, die das Blut nach hinten leiten, auftreten sieht. Von einer Vermischung des von den Kiemen kommenden arteriellen Blutes mit dem venösen, das vom Sinus nach vorwärts strömt, kann also in dem Sinne von Claparède weder bei Protula intestinum noch bei den übrigen Serpuliden die Rede sein; dagegen muß in den Kiemengefäßen, vor allem in deren Stämmen, eine Mischung der beiden Blutsorten eintreten, indem hier das venöse Blut, das vom Sinus kommt, mit dem arteriellen, das von den Kiemengefäßen zurückströmt, zusammentrifft.

Das den ganzen Körper durchziehende Bauchgefäß, das im ventralen Mesenterium aufgehängt ist, gibt auf jeder Segmentgrenze, den Dissepimenten folgende, paarige Ringgefäße ab (Fig. 20, Taf. XIX; Fig. 61 *vc*, Taf. XXII), die zum Darmsinus hinaufziehen (Fig. 54, Taf. XXII; Fig. 64, 65, Taf. XXIII) und auf ihrem Verlaufe Seitenzweige an die Dissepimente, die Muskulatur, die Chätopodien und die Körperwand abzweigen: auf der Ventralseite des thorakalen Körperabschnittes werden von dem unteren Ende der Ringgefäße paarige Stämme in die Bauchschilder gesandt, wodurch letztere reichlich mit Nährflüssigkeit versorgt werden. In der Thorakalgegend nehmen die Ringgefäße, die mit sog. Choragogenzellen dicht besetzt sind (Figg. 18, 20, Taf. XIX), einen stark gewundenen Verlauf. In Verbindung mit den Ringgefäßen stehen, auch intersegmental angeordnet, Abzweigungen in die Brust-

membran, die „paarigen, metameren Gefäße der Thorakalmembran", wie sie Ed. Meyer bei der Beschreibung des Gefäßsystems von Psygmobranchus protensus nennt. Diese Gefäßstämmchen, die man am lebenden Objekt an der Basis der Brustmembran von bloßem Auge erkennen kann, verästeln sich zwischen den beiden aufeinanderliegenden Epidermisblättern der Brusthaut aufs feinste und endigen blind in sackartigen Erweiterungen (Fig. 14, Taf. XIX). Daß nicht nur die genannten terminalen Ampullen, sondern auch die Gefäße der Thorakalmembran selbst kontraktil sind, habe ich am lebenden Objekt beobachten können. Die Blutflüssigkeit stagniert in den genannten Bahnen bei Protula intestinum ca. 10 Sekunden, während die Kontraktion ungefähr 5 Sekunden andauert, so daß je nach $^1/_4$ Minute das Blut wieder in die Gefäße hineinströmt. Das Hin- und Zurückströmen der Blutflüssigkeit vollzieht sich also, speziell bei Protula intestinum, etwas rascher als in den Kiemen, wohl wegen der kürzeren Distanz, die das Blut in der Thorakalmembran zurückzulegen hat.

Die reiche Vaskularisation, die man in der Thorakalmembran wie auch im Halskragen antrifft, läßt vermuten, daß diese beiden Körperteile wesentlich zur Sauerstoffbereicherung des in den Kiemen wohl nur unvollständig oxydierten Blutes beitragen. Daß diese Vermutung eine gewisse Berechtigung hat, ergibt sich auch aus meiner während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel gemachten Beobachtung: eine Protula intestinum, die ich ohne Kiemen in ihrer Wohnröhre ins Aquarium verbrachte, lebte ein paar Wochen (ca. einen Monat) weiter. In diesem Falle muß doch wohl die Brustmembran wegen ihrer ganz ansehnlichen Oberflächenentwicklung und reichen Vaskularisation namentlich als Respirationsorgan funktioniert haben, natürlich unterstützt von dem Gasaustausch, der an der gesamten Körperoberfläche vor sich gehen wird. Wie die Oberfläche des Thorax ist auch die Dorsalseite der Brustmembran (Fig. 40, Taf. XXI) mit Wimpern, die fortwährend eine Berieselung mit neuem Wasser bewirken, stark besetzt.

Protula intestinum amputiert von selbst ihre beiden Kiemenbüschel sehr leicht; so trat sehr häufig Selbstamputation derselben ein, wenn ich Tiere der genannten Art aus der Röhre herausblies oder durch Überschichten mit Alkohol betäubte. — Bounhiol (6) schreibt, daß die unsern Serpuliden sehr nahe stehende Sabellide Spirographis Spall. bei ungünstigen Lebensverhältnissen

die Tentakelkrone abwirft, und genannter Verfasser kommt zu dem durch das Experiment bestätigten Schluß, daß der Tentakelapparat nicht das Hauptorgan für die Atmung, sondern für das Ergreifen der Nahrung sei.

Ed. Meyer (33, p. 575) erwähnt bei Psygmobranchus protensus noch zwei Seitengefäße, von denen das eine links, das andere rechts in der lateralen Partie des Körpers longitudinal oberhalb der hämalen Chätopodien an der Außenseite der Längsmuskulatur des Rückens verläuft und die metameren, distalen Ringgefäße verbindet, wodurch diese in zwei Bogenstücke, in ein oberes und ein unteres, geteilt werden.

Nach seiner Schilderung gabeln sich an der Basis die metameren Gefäßstämmchen der Thorakalmembran, der eine Gabelast steht unmittelbar mit dem Lateralgefäß in Verbindung, unweit der Einmündungsstelle des oberen Ringgefäßbogens in das Seitengefäß, und der andere Gabelast setzt sich direkt in den unteren Bogen des Ringefäßes fort.

Von einem Lateralgefäß erwähnen weder Claparède noch Jaquet etwas bei Protula intestinum, noch Haswell bei den australischen Spezies Eupomatus und Pomatoceros; Ed. Meyer vermutet aber, daß genannte Autoren die Seitengefäße wegen ihrer Kleinheit vielleicht übersehen hätten, und sie wohl, wie bei Psygmobranchus protensus, auch bei den übrigen Serpuliden vorhanden wären.

In meinen Präparaten konnte ich denn auch bei Pomatoceros triquetroides und Hydroides pectinata das Lateralgefäß links und rechts im Körper auffinden, sowohl im Thorax als auch im Abdomen. In der vorderen Thorakalgegend nimmt das Seitengefäß bei den genannten Formen dieselbe Lage ein, wie sie Ed. Meyer für Psygmobranchus schildert, das Laterale befindet sich außerhalb der dorsalen Längsmuskulatur, oberhalb der hämalen Chätopodien (Fig. 43, Taf. XXI, Fig. 57, Taf. XXII, Fig. 58 *vl*, Taf. XXII); in der hinteren Thoraxpartie zieht es sich aber an der Außenseite des dorsalen Muskelbündels mehr ventralwärts, so daß es im Abdomen ganz am unteren Ende der hämalen Muskelstränge verläuft (Fig. 63, Taf. XXII), also bezüglich seiner Lage ein Verhalten zeigt wie, nach Ed. Meyers Darstellung, das Laterale von Chätozone.

In Querschnitten durch Pomatoceros und Hydroides habe ich auch ersehen können, daß die beiden Lateralia mit den Ringgefäßen in Verbindung stehen, welche Beziehungen im Thorax

resp. Abdomen die Fig. 54, Taf. XXII, Fig. 64, Taf. XXIII, wo ich das Ringgefäß rechts schematisiert, ganz zeichnete, illustrieren mögen. Verfolgen wir nach Fig. 54, Taf. XXII, das eingezeichnete Ringgefäß in der Thorakalgegend, so ersieht man, daß der ventrale Bogen desselben sich unmittelbar in das zugehörige Gefäßstämmchen der Thorakalmembran fortsetzt, während von der Basis des letzteren eine Abzweigung zum Laterale geht, von wo aus der dorsale Bogen des Ringgefäßes zum Sinus hinaufzieht. Die Figuren 57, 58, Taf. XXII, zeigen, wie die Seitengefäße, besonders im Thorax, ein sehr kleines Lumen aufweisen, so daß man genannte Blutbahnen leicht übersieht. Nur in gut gelungenen Präparaten konnte ich denn die Lateralia bei genannten Gattungen verfolgen und nicht überall lückenlos, denn stellenweise war das Lumen der Seitengefäße nicht nur blutleer, sondern ganz verschwunden, indem die Wandungen wohl in kontrahiertem Zustande fixiert wurden. Beim Schneiden des Thorax haben die harten Borsten die angrenzenden Gewebe in meinen Präparaten häufig etwas zerrissen, was jedenfalls auch dazu beigetragen hat, daß ich an einigen Stellen die Lateralia, die ja in dem engen Raum zwischen Borstenbündel und dorsaler Muskulatur liegen, umsonst aufsuchte. Die Lateralia konnte ich ungefähr bis in die Region des ersten Ringgefäßes, welches das Dorsale mit dem Schlundringgefäß verbindet, verfolgen; die genaue Ursprungsstelle der Seitengefäße fand ich aber weder bei Pomatoceros noch bei Hydroides. Bei Protula intestinum und Serpula aspera beobachtete ich bloß im Thorax, und zwar an der Basis der Thorakalmembran, Lateralia (Fig. 6, Taf. XVIII, Fig. 73, Taf. XXIII), über deren genaueren Verlauf ich keinen Aufschluß geben kann.

Bei Salmacina aedificatrix und Vermilia multivaricosa konnte ich weder im Thorax noch im Abdomen Seitengefäße auffinden. In einigen Querschnitten glaubte ich zwar bei Vermilia die betreffenden Blutbahnen aufgefunden zu haben, verfolgte ich diese aber durch eine größere Anzahl aufeinanderfolgender Schnitte, so erwiesen sich die betreffenden Stellen nur als Bruchstücke von Ringgefäßen (Fig. 29, Taf. XX).

Es ist mir nicht möglich zu entscheiden, ob die paarigen, metameren Gefäße der Brustmembran das Blut vom Bauchgefäß erhalten, um es nachher dem Sinus zuzuleiten (wie es Haswell und Jaquet annehmen) oder ob das Umgekehrte der Fall ist (wie es Ed. Meyer für Psygmobranchus beschreibt).

Durch Vermittlung der segmentalen Ringgefäße, von denen zahlreiche Verzweigungen zu den Dissepimenten, Chätopodien und der Leibeswand abgehen, wird das venöse Blut aber jedenfalls zum größten Teil wieder in den Sinus getrieben, der es aufs neue zu den respiratorischen Organen nach vorn führt, so daß der Blutkreislauf als ein geschlossener erscheint.

Die geschilderte Blutzirkulation erwähnt HASWELL auch für die australische Spezies Eupomatus elegans, während er für die australische Spezies Pomatoceros elaphus, wo er als erster den Übergang des Sinus in ein Rückengefäß konstatierte, folgendes Verhalten angibt: „In the front of the thoracic region (pl. XXXV, Fig. 2) the peri-intestinal vessel becomes divided into a large dorsal vessel or cardiac sac and a series of about sixteen smaller vessels, which run along the wall of the alimentary canal. The ventral vessel still retains its position. A little further forward the peri-intestinal vessels join the dorsal trunk, so that we have here two main vessels, a large dorsal and a very small ventral. Very soon the dorsal vessel bifurcates into two branchial vessels. The ventral vessel also bifurcates anteriorly; but wether the two ventral trunks thus formed communicate in front with the dorsal branchial vessels as in Eupomatus, I am uncertain: it seems probable, that they do, as they are traceable. into the base of the lophophore". Die von HASWELL geschilderte, vom allgemeinen Verhalten des Bauchgefäßes der Serpuliden abweichende Topographie des Ventrale fand ich bei der aus dem Golf von Neapel stammenden Spezies Pomatoceros triquetroides nicht; diese Art schließt sich, wie ich aus Querschnittserien durch die Ösophagealgegend feststellte, bezüglich der Blutzirkulation den übrigen Serpuliden an, d. h. das Bauchgefäß entsteht auch hier durch die Vereinigung zweier feiner Schlundringgefäße, die sich vom Vas dorsale abspalten (Fig. 57, 58*vco*, Taf. XXII).

Histologie des Blutgefäßsystems.

Die ersten Notizen über die Hämocölwandungen der Serpuliden verdanken wir CLAPARÈDE (13). Auf Seite 101—102 der zitierten Arbeit schreibt er:

„Le sinus intestinal, chez les Serpuliens[1]), est logé entre les deux couches musculaires. Il est traversé par une multitude de brides qui s'étendent plus ou moins directement d'une paroi

1) Wozu CLAPARÈDE auch die Sabelliden rechnet.

à l'autre. Ces brides sont munies de nucléus, elles se ramifient et s'anastomosent fréquemment les unes avec les autres. Ces fibres sont elles contractiles? C'est ce que je ne puis dire avec certitude, n'ayant pos observé leur jeu pendant la vie, mais la chose n'est pas improbable. Les contractions du sinus sont dues pourtant essentiellement à la couche de fibres musculaires externes. Une autre question est celle-ci: Ce sinus est-il simplement creusé dans les couches musculaires, ou bien est-il tapissé d'épithélium? Chez les Spirographes et les Myxicoles on ne trouve certainement pas d'épithélium proprement dit. Cependant des nucléus sont semés de distance en distance, d'une manière assez régulière, sur la paroi du sinus et pourraient être considérés comme le rudiment d'une revêtement cellulaire. Chez la Protula infundibulum, où le sinus est logé entre la couche épithéliale (Pl. VIII, Fig. 6 *ep*) et une couche de fibres annulaires (*ms'*), je n'ai pas vu d'avantage d'épithélium. Toutesfois le sinus (*ss*) est limité par une membrane très fine, enfumée d'un pigment noir qui en rend la constatation très facile". W. A. HASWELL gibt in seiner Arbeit (23), in der er bezüglich der Histologie der Blutbahnen auf CLAPARÈDE verweist, folgende Angaben über die Struktur der Hämocölwandungen der untersuchten australischen Spezies: „All the vessels, as observed by CLAPARÈDE, posess a muscular wall: in the smaller vessels this is only to be detected by the presence at intervals of fusiform nuclei; but in the larger trunks the layer is more distinctly developed. In the structure of the vessels the only remarkable point I have noticed is the great development in the dorsal, opercular and branchial trunks of Vermilia of a relatively very thick layer of circularly arranged muscle with a few elastic fibres". In ED. MEYERS Studien über den Körperbau der Anneliden, wo der Verfasser den Verlauf der Blutgefäße bei den Serpulaceen sehr eingehend schildert, habe ich keine detaillierten Angaben über die Histologie der Hämocölwandungen der Serpuliden finden können, während ED. MEYER sich bei den Cirratuliden (Chaetozone) sehr bestimmt ausdrückt. Einige Angaben von SOULIER (49) über die Lage des Darmblutsinus bei den „Serpuliens" werde ich später erwähnen und gehe zur Schilderung meiner eigenen Befunde über.

Bezüglich der Histologie der Gefäßwandungen stimmen die von mir untersuchten Serpuliden durchaus überein. Wollte ich also die sämtlichen Blutbahnen von jeder Serpulidenform gesondert besprechen, so müßte ich das einmal Gesagte immer

wiederholen: ich ziehe deshalb vor, zuerst die Verhältnisse des Darmblutsinus von sämtlichen sechs untersuchten Vertretern der Familie klar zu legen, um hierauf in gleicher Weise auf das Rücken- und Bauchgefäß, die Schlundring- und Ringgefäße und die Blutbahnen in den Kiemen und der Brustmembran einzutreten.

Der Darmblutsinus.

Er zeigt bezüglich seiner Lage in der Darmwandung sowohl bei Protula infundibulum als auch bei Vermilia multivaricosa, Hydroides pectinata, Pomatoceros triquetroides, Serpula aspera und Salmacina aedificatrix dasselbe Verhalten: er befindet sich zwischen dem Darmepithel und der Muskelschicht der proximalen Cölomwand.

Betrachten wir zuerst die innere Begrenzung, d. h. das Darmepithel, etwas näher. Bei allen genannten Serpulidenformen besteht es aus hohen zylindrischen Zellen, die gegen das Darmlumen hin bewimpert und von einer feinen Cuticula überzogen sind (Fig. 16, 17, Taf. XIX, Fig. 32, 33, 37, Taf. XX, Fig. 56, Taf. XXII, Fig. 66, 80 *d*, Taf. XXIII). An der Basis der Wimpern, in der Cuticula, welche von letzteren durchbohrt wird, sieht man bei günstiger Färbung die sogenannten Basalkörperchen, die, in linearer Anordnung, eines dicht neben dem andern liegen. Hier und da, besonders im vorderen Teil des Magendarmes, sind die Wimpern, wegen eines blasigen Belages auf dem Darmepithel, nicht deutlich wahrzunehmen. Zirka in halber Höhe der Darmzellen, etwas mehr gegen die Basis derselben gerückt, liegen die großen, ovalen bis kugeligen, chromatinreichen Kerne. Was die Lage der letzteren anbetriftt, möchte ich hier eine Bemerkung einschalten bezüglich einer Darstellung, die Claparède (13, Taf. VIII, Fig. 6) von einem Querschnitt durch den Darm von Protula intestinum wiedergibt. In genannter Figur sind die Kerne des Darmepithels direkt unter der bewimperten Oberfläche der Darmzellen, also gegen das Lumen des Darmrohres hin, eingezeichnet, und in der Figurenerklärung schreibt hierzu Claparède (pag. 171): „Il est à remarquer que les nucléus sont portés tous par l'extrémité libre des cellules, immédiatement sous les cils vibratiles. Cette disposition paraît exister dans l'épithélium du canal intestinal tout entier". — Was Claparède in der genannten Figur als Zellkerne auffaßte, sind aber keine solche, sondern es handelt sich hier um büschel- oder pinselförmige Gebilde, die an der Cuticula des Darmepithels resp. an den Basalkörperchen inse-

rieren und ins Cytoplasma der Darmzellen ragen. In überfärbten, nicht klaren Präparaten erscheinen diese gegen das Innere der Darmzellen mehr oder weniger spitz zulaufenden und die Farbstoffe stark an sich reißenden Büschel als kompakte Gebilde, wodurch sie wohl CLAPARÈDE Zellkerne vortäuschten; in Präparaten mit gut gelungener Färbung (besonders mit Eisenhämatoxylin) konnte ich mich aber überzeugen, daß die erwähnten Büschel, die ich nicht nur im Darmepithel von Protula intestinum, sondern auch in den Darmzellen der übrigen untersuchten Serpuliden vorfand, aus Fibrillen bestehen (Fig. 16, Taf. XIX, Fig. 33 *b*, Taf. XX, Fig. 66 *dfi*, Taf. XXIII), die an den Basalkörperchen in der Cuticula inserieren und als Wurzeln der ins Lumen des Darmrohres ragenden Wimpern figurieren.

BRASIL (7) beschreibt ganz ähnliche „Wimperwurzelbüschel" in Darmzellen von Lagis Korenii und auch JORDAN (26) erwähnt, daß bei Aphrodite aculeata im Darmepithel unter der Cuticulaschicht hohe dreieckförmige Gebilde von faseriger Struktur auftreten.

Hier und da trifft man einzellige Parasiten im enzystierten Zustand im Darmepithel an.

Eingekeilt zwischen den großen Darmzellen treten gegen die Basis des Darmepithels hin vereinzelte Zellen auf (Fig. 37 *crs*, Taf. XX), deren Kerne kleiner sind als die der gewöhnlichen Darmzellen und häufig etwas flachgedrückt erscheinen; wahrscheinlich stellen diese am Grunde des Darmepithels eingeschobenen Zellelemente Ersatzzellen des Darmrohres dar. In ziemlich großer Anzahl fand ich genannte Zellen, deren Kerne namentlich deutlich hervortreten, während die Zellgrenzen meistens verwischt sind, in dem Epithel des Verdauungstraktus von Vermilia und Protula. An der Basis des Darmepithels ist eine feine Membran zu erkennen, die besonders deutlich bei Vermilia und Protula zum Ausdruck kommt. Die Basalmembran des Darmes wird, wie ich bei den sämtlichen untersuchten Serpulidengattungen feststellte, direkt von der Blutflüssigkeit des Sinus bespült.

Gegen das Cölom hin wird das Lumen des Darmblutsinus von einer Ringmuskelfaserschicht, die ich bei allen untersuchten Serpuliden, besonders bei Eisenhämatoxylinfärbung sehr deutlich erkennen konnte, begrenzt (Fig. 16, 17, Taf. XIX, Fig. 32, 37, Taf. XX, Fig. 50, Taf. XXI, Fig. 56, Taf. XXII, Fig. 74, 77 *rmf*, Taf. XXIII). Da wo das Darmrohr im Querschnitt genau vertikal getroffen wird, erscheint bei genannter Färbung die Ringmuskelschicht

häufig nur als eine einfache schwarze Linie, stellenweise zersplittert sie aber, wie Fig. 32, Taf. XX, zeigt, in einzelne Fasern und überall da, wo das Darmepithel tangential angeschnitten ist, kann man die ziemlich eng zusammengedrängten, parallel verlaufenden Ringmuskelfasern aufs schönste erkennen (Fig. 50, Taf. XXI, Fig. 74, 77, Taf. XXIII).

Die zuletzt genannten Figuren geben uns auch Aufschluß über die Verteilung der Peritonealkerne, die zugleich Muskelkerne darstellen, denn besondere zu den Ringmuskelfasern gehörende Kerne konnte ich bei keiner der untersuchten Serpulidengattungen, weder in der Wandung des Sinus noch der übrigen Gefäße, auffinden. Die peritoneale Sinuswand repräsentiert also ein Muskelepithel, ein typisches Darmfaserblatt, dessen Kerne, in Plasma eingebettet, höckerförmig in die Cölomhöhle hineinragen (Fig. 56, 59, Taf. XXII, Fig. 66, Taf. XXIII).

Während bei den kleineren Serpulidenformen, wie bei Salmacina, Hydroides, Pomatoceros und Serpula die Kerne des Darmfaserblattes in einschichtiger Lage bleiben, häufen sie sich bei Protula in der Thorakalgegend und die peritonealen Zellen nehmen blasigen Charakter an. Bei Vermilia ist die peritoneale Wandung des Sinus, namentlich im Abdomen, nicht überall deutlich zu erkennen, weil das Cölom durch wucherndes Bindegewebe, das die Wandung des Sinus, des Rücken- und Bauchgefäßes überzieht, zum Teil verdrängt wird (Fig. 29, 32, 33 *bg,* Taf. XX). Aber auch an den Stellen, wo bei Protula und Vermilia die Sinuswand mehrschichtig erscheint, tritt an deren Basis, also gegen das Lumen des Sinus hin, die Ringmuskelfaserschicht auf.

Bei Protula und Vermilia ist im Abdomen an der Stelle, wo das ventrale Mesenterium in die Sinuswandung übertritt, ein longitudinal verlaufender Muskelstrang zu erkennen.

Von größter Wichtigkeit ist die Beziehung der Sinuswand zu den Darmmesenterien. Die peritoneale Wandung des Darmblutsinus in der rechten und linken Körperhälfte unserer Serpuliden findet nämlich ihre direkte Fortsetzung in den beiden Blättern des neuralen und hämalen Mesenteriums (Fig. 17, Taf. XIX, Fig. 55, 59, Taf. XXII, Fig. 64, 79, 81 *nms, hms,* Taf. XXIII), das Lumen des Sinus stellt also einen Spaltraum dar zwischen dem Darmepithel und der muskulös differenzierten Splanchnopleura, ist somit interseptal. In dieser Auffassung des Sinus haben mich gewisse Beziehungen zwischen genannter Blutbahn und dem Rückengefäß, wie auch das Verhalten des Sinus zum Bauchgefäß

bei Hydroides pectinata, worauf später zurückgekommen wird, bestärkt.

Ganz im Einklang mit der erwähnten Auffassung steht auch ein primitives Verhalten des Darmblutsinus im Abdomen von Salmacina aedificatrix. Dorsalwärts drängt sich hier nämlich das Blut zwischen die beiden Mesenterienblätter, die auseinanderklaffen und erst direkt unter der Epidermis zur Berührung kommen (Fig. 79—81, Taf. XXIII). Der Sinus bildet also hier eine Rinne, die stellenweise auf breiter Basis an die Epidermis grenzt. In manchen Präparaten glaubte ich zu sehen, daß das Sinusblut das dorsale Körperintegument direkt bespüle, ein Fall der sich leicht denken ließe, wenn entwicklungsgeschichtlich die Splanchnopleura der linken und rechten Körperhälfte dorsalwärts gar nicht zur Berührung kämen; in anderen Präparaten von der gleichen Schnittserie konnte ich mich aber überzeugen, daß an der erwähnten Stelle, wo die dorsale Rinne des Sinus auf eine größere Strecke der dorsalen Epidermis anliegt, nicht nur die feine Wandung des Sinus noch zu erkennen ist, sondern auch vereinzelte flachgedrückte Kerne (Fig. 81, Taf. XXIII), die wohl als Peritonealzellkerne der Sinuswand zu deuten sind.

Von Wichtigkeit scheint mir auch der Umstand zu sein, daß an der Stelle, wo die peritonealen Wandungen des Darmblutsinus zum dorsalen resp. ventralen Mesenterium zusammentreten, die an der Basis des Peritoneums gelegenen Ringmuskelfasern nur zum Teil oder gar nicht über dem Sinus sich schließen und zum Teil in die zusammentretenden Mesenterien ausstrahlen (Fig. 32, Taf. XX, Fig. 59, Taf. XXII); allerdings da, wo die Mesenterienblätter fest aufeinanderliegen, setzt sich die Muskulatur, da deren Entwicklung wohl gehemmt wurde, nicht weiter in die Mesenterien fort (Fig. 17, Taf. XIX).

Schon Claparède hat also darauf hingewiesen, daß bei Protula intestinum der Sinus zwischen dem Darmepithel und der Ringmuskelschicht liege; Soulier dagegen gibt für Protula Meilhaci (49, p. 115 und pl. VIII, Fig. 6—10) bezüglich der Lage des Sinus in der Darmwandung ein anderes Verhalten an, das er für die „Serpuliens", wozu er außer den Serpuliden im engeren Sinn auch die Sabelliden rechnet, als allgemein gültig erachtet, wobei er auf die von Claparède bei Myxicola infundibulum geschilderten Verhältnisse hinweist. Auf Seite 114 der zitierten Arbeit schreibt Soulier: „L'épithélium de l'estomac et de l'intestin repose sur une membrane basale. Placées immédiatement

autour de celle-ci, se trouvent deux couches de fibres musculaires, séparées par le sinus sanguin coloré en rouge vif par l'éosine. Les fibres annulaires, limitées par le péritoine, forment toujours la couche externe, beaucoup plus développée que l'interne, longitudinale. Cette dernière, généralement très réduite, ne s'aperçoit qu'avec difficulté".

Bei Protula intestinum und auch den übrigen untersuchten Serpuliden fand ich also ein anderes Verhalten, indem der Darmblutsinus bei unseren Formen nur cölomwärts von der Ringmuskularis begrenzt wird; das Darmepithel wird, wie früher erwähnt, direkt vom Blute bespült, worüber Präparate mit Eisenhämatoxylinfärbung keinen Zweifel aufkommen lassen.

Bezüglich der Mächtigkeit erreicht der Darmblutsinus bei Protula infundibulum und Vermilia multivaricosa die größten Dimensionen und zwar in relativer Beziehung aufgefaßt, d. h. im Vergleich der Mächtigkeit des Sinus in Querschnitten zur Dicke des Darmepithels. Stellenweise fand ich allerdings auch bei Hydroides pectinata den Sinus ansehnlich entwickelt, dagegen besonders schwach in der Thorakalgegend von Salmacina aedificatrix, wo in meinen Präparaten die äußere Sinuswandung dem sehr voluminös entwickelten Darmepithel direkt aufgelagert erscheint.

Im Lumen des Darmblutsinus konnte ich bei allen untersuchten Serpuliden geformte Zellelemente, Hämocyten, auffinden (Fig. 15, Taf. XIX, Fig. 56, Taf. XXII, Fig. 66 *h*, Taf. XXIII). Da die Blutflüssigkeit, z. B. mit Eosin, sich ähnlich färbt, wie das Plasma, so habe ich in meinen Präparaten häufig nur die Blutzellkerne deutlich wahrnehmen können. Diese zeigen bei sämtlichen Serpuliden und in allen Gefäßen denselben Charakter: sie sind von ovaler bis rundlicher Form und weisen viel Chromatin auf. Hier und da konnte ich um den Kern der Blutzellen einen heller als die Blutflüssigkeit gefärbten Hof, von homogener Substanz und ziemlich ovaler Form erkennen; ohne Zweifel stellt dieser das den Hämocytenkernen zugehörige Zellplasma dar. Seltener treten im Präparat Blutzellen als ovale, kernlose Scheibchen auf, zu denen meistens im vorher- oder nachfolgenden Schnitt der zugehörige Kern aufzufinden ist (Fig. 55, 56, Taf. XXII).

Neben den frei in der Blutflüssigkeit liegenden Blutzellen fand ich aber im Sinus sehr häufig Hämocyten, die den Wandungen anklebten. Da bei der Koagulation des Blutes dieses namentlich an den Wänden haften bleibt, läßt sich wohl erklären,

warum die Blutkörperchen zum größten Teil an die Gefäßwandungen gedrängt werden. Wo letzteres in stärkerem Maße der Fall ist, wird leicht ein Endothel vorgetäuscht (Fig. 36, Taf. XX); daß es sich aber wirklich nur um eine Täuschung handelt, kann man sich an anderen Stellen des Sinus überzeugen.

Der Kern, der an den Gefäßwandungen anklebenden Blutzellen erscheint in Querschnitten häufig langgestreckt, was wohl damit zusammenhängen mag, daß die Blutkörperchen in diesem Fall mit ihrer breitesten Fläche der Gefäßwand anhaften, und der Kern dann seine schmalste Seite dem Beschauer zukehrt. Der Plasmahof der Blutzellen weist nicht immer ganz regelmäßige Umrißlinien auf.

Wie Figuren 36. 37, Taf. XX zeigen, erscheint das Plasma gewisser im Lumen des Sinus vorkommender Zellelemente fadenförmig ausgezogen, wobei die Fäden statt bloß in das Lumen der Blutbahn hineinzuragen, sich meistens an der inneren und äußeren Sinuswand anheften, so daß das Sinuslumen durch den Plasmastrang überbrückt wird. Ganz vereinzelt traf ich in dem in Fig. 37, Taf. XX dargestellten Querschnitt von Vermilia multivaricosa eine Zelle, deren Plasma ganz unregelmäßig, dendritenartig verzweigt ist und mit den langausgezogenen Fäden auch das ganze Sinuslumen überbrückt.

Ein- bis mehrkernige Stränge, welche die innere und äußere Sinuswand verbinden und zum Teil unter sich anastomosieren, traf ich in den Schnitten von Vermilia und Protula ziemlich häufig an, während bei den übrigen, kleineren Serpuliden die Verbindungsfäden mir viel weniger auffielen, da bei diesen Gattungen die Kerne der Hämocyten stellenweise allein schon das Sinuslumen fast ganz überbrücken (Fig. 59, Taf. XXII, Fig. 66, Taf. XXIII). Im thorakalen Abschnitt des Darmblutsinus von Protula treten die Stränge namentlich sehr häufig auf, und sie bilden dort stellenweise kompakte Zellklumpen oder ein engmaschiges Netz, das auch am Übergang des Sinus in das Rückengefäß noch anzutreffen ist. Im Abdomen genannter Gattung buchtet sich das Darmepithel häufig an den Stellen aus, wo der Verbindungsstrang sich an die Basalmembran des Darmrohres anheftet (Fig. 15, Taf. XIX). Allerdings sind, wie die betreffende Figur zeigt, ganz ähnliche Ausfaltungen des Darmepithels vorhanden, an die sich keine Verbindungsbrücken ansetzen.

Die Frage, ob die geschilderten Stränge im Sinuslumen kontraktil seien oder nicht, ist nicht leicht zu beantworten; so-

weit ich aus meinen Präparaten, speziell von Vermilia, schließen kann, wären die Verbindungsfäden nicht muskulös differenziert.

Wie ist nur die Entstehung dieser Brücken zu erklären? Stellen sie vielleicht Hämocyten oder Überreste von Blutzellsyncytien dar, die mit den Gefäßwandungen verklebt bleiben? Sollten diese Verbindungsstränge auf einem embryologischen Stadium der Serpuliden entstehen, wo die Splanchnopleura dem Darmepithel noch unmittelbar aufliegt und bei der Entstehung des Sinus mit der Basalmembran des Darmrohres vielleicht an einzelnen Stellen noch in Verbindung bleibt, indem Splanchnopleurazellen sich aus dem epithelialen Verband zum Teil loslösten, mit der inneren und äußeren Sinuswand den Kontakt aber aufrecht erhielten, wobei das Zellplasma sich fadenförmig ausstreckte?

Ich glaube nicht, daß die Ansicht Zürchers (57), der im Sinus von Owenia Verbindungsfäden zwischen der Basalmembran des Darmes und derjenigen der Muskulatur vorfand und daraus auf einen genetischen Zusammenhang der erwähnten Membranen schloß, für unseren Fall zutreffend ist. Bei Owenia sind ja auch die Stränge kernlos, während sie bei den Serpuliden immer kernhaltig sind. Da wo der Zellkern, wie in Fig. 15, Taf. XIX, der Plasmabrücke seitlich anliegt, könnte man zwar im Zweifel sein, ob es sich nicht bloß um eine angeschwemmte Blutzelle handele; bei anderen Verbindungssträngen hingegen, wo der Kern mitten im Plasma eingebettet liegt, ist ein Irrtum über seine Zugehörigkeit nicht gut möglich.

Es scheint mir ganz ausgeschlossen, daß es sich bei den Verbindungssträngen im Sinus unserer Serpuliden um Plasmastränge im Sinne Vejdovskys handelt (54), denn an keiner einzigen Stelle gehen diese von Ersatzzellen des Darmepithels aus, sondern eine deutliche Basalmembran schließt bei den Serpuliden das Darmepithel gegen das Lumen des Sinus ab. Es ist dies also ein Verhalten, das mit der Hämocöltheorie von Vejdowsky nicht in Einklang steht, indem sich ja nach dieser die Basalmembran des Darmes, durch Blutansammlung zwischen ihr und dem Darmepithel, von letzterem abhebt, und die Fäden, die sich durch den Sinus spannen, nach Vejdovsky nur Fortsäze von Basalzellen darstellen, die an der Basalmembran haften bleiben und ihre Verbindung mit dem Mutterboden, dem Darmepithel, nicht aufgegeben haben.

Über die Abstammung der Hämocyten in dem Sinus und den übrigen Blutbahnen vermag ich keine Angaben zu machen. Ob sie sich vielleicht auf primäre Mesenchymzellen zurückführen lassen, kann ich nicht entscheiden, da ich keine Gelegenheit hatte, embryologische Stadien zu untersuchen und die Verhältnisse im Abdomenende hierüber auch keinen Aufschluß geben. Nahe liegt die von verschiedenen Autoren wie von Lang (30) ausgesprochene Vermutung, daß die Hämocyten exotropisch aus der Cölomwand ausgewanderte Zellelemente darstellen; Bildungsherde für Blutzellen im erwachsenen Stadium konnte ich aber weder im Sinus noch in den anderen Gefäßen mit Bestimmtheit auffinden.

Das Rückengefäß.

Es erstreckt sich, wie bereits früher erwähnt, vom Übergang des Mitteldarmes in den Ösophagus bis zum Gehirn (Fig. 21, Taf. XX, Fig. 42, 45 *vd*, Taf. XXI) und erreicht eine ganz ansehnliche Größe bei Vermilia, Pomatoceros, Hydroides, Serpula und Salmacina (Fig. 27, Taf. XX, Fig. 46, 52, Taf. XXI, Fig. 53, 57, Taf. XXII, Fig. 72, 75 *vd*, Taf. XXIII), während es bei Protula verhältnismäßig geringere Dimensionen annimmt (Fig. 2—9 *vd*, Taf. XVIII). Außer bei Protula nimmt das Vas dorsale bei den genannten untersuchten Gattungen in der Medianlinie des Körpers fast den ganzen Raum zwischen dem Ösophagus und dem dorsalen Integument ein, welches es zum Teil direkt berührt (Fig. 53, Taf. XXII, Fig. 75, Taf. XXIII).

Das Lumen des Rückengefäßes figuriert als Spaltraum zwischen den beiden Mesenterienblättern und letztere gehen abdominalwärts direkt in die äußere Wandung des Sinus über (Fig. 8, Taf. XVIII, Fig. 12, Taf. XIX, Fig. 45, 52, Taf. XXI): das Lumen des Vas dorsale ist also auch interseptal. Die Komponenten seiner Wandung sind denn auch ganz dieselben, wie die der Sinuswand: das fast überall einschichtige Peritoneum (Fig. 46, 51, Taf. XXI, Fig. 72, Taf. XXIII), dessen ovale bis rundliche Kerne, in Plasma eingebettet, gegen cölomatische Hohlräume gerichtet sind, wird an der Basis von einer Ringmuskelschicht ausgekleidet.

Bei Protula intestinum ist die peritoneale Wandung des Rückengefäßes, wenigstens im hinteren Abschnitt des Ösophagus, nur undeutlich zu erkennen, da eine bindegewebige, maschige Zellmasse, die den Ösophagus umschließt, zum Teil den cölo-

matischen Hohlraum um das Rückengefäß verdrängt (Fig. 6, 7, 9, Taf. XVIII); aber auch hier bilden die innerste Begrenzung die vorwiegend zirkulär verlaufenden Ringmuskelfasern, die in Präparaten mit Eisenhämatoxylinfärbung unschwer zu erkennen sind (Fig. 13 *rmf*, Taf. XIX).

Am Übergang des Darmblutsinus in das Rückengefäß erscheint das letztere als eine gegen das Lumen des Sinus hin offene Rinne, indem nur gegen das dorsale Körperintegument die hämalen Mesenterien verschmolzen sind. Speziell von der Stelle wie sie in Fig 52 Taf. XXI für Pomatoceros dargestellt ist, konnte ich in den nächsten 12 folgenden Schnitten (à 6 μ) abdominalwärts die gleichen Beziehungen zwischen Sinus und dem Rückengefäß beobachten, erst vom 13. Schnitte an verschwindet dann das Lumen des Dorsale, indem die hämalen Mesenterienblätter in ihrer ganzen Ausdehnung von der dorsalen Epidermis bis zum Darmblutsinus verschmelzen resp. verkleben.

Neben frei flottierenden Blutzellen traf ich im Rückengefäß, ähnlich wie im Sinus, namentlich solche an, die den Wandungen anklebten. In größerer Anzahl fand ich Hämocyten in Aussackungen des Dorsale, wie in Fig. 34, Taf. XX ersichtlich ist. Gerade in diesem Präparat, nachdem die eben erwähnte Figur gezeichnet worden ist, klebte das geronnene Blut nur in einer dünnen Schicht der Gefäßwandung an, darum muß es uns auch nicht verwundern, daß hier alle Blutkörperchen derselben anhaften. In den Zeichnungen habe ich aber immer das ganze Gefäßlumen mit einem roten Ton belegt. Einen sogenannten Herzkörper konnte ich im Rückengefäß der Serpuliden nicht beobachten; auch Haswell und Ed. Meyer erwähnen in ihren diesbezüglichen Arbeiten nichts von einem solchen. Haswell (23) schreibt, daß er in sämtlichen Blutbahnen keine Klappeneinrichtungen angetroffen habe, was ich für die von mir untersuchten Serpuliden nur bestätigen kann. Im vordersten Teil des Rückengefäßes von Protula, dicht hinter der Stelle wo es sich gabelt, ist mir allerdings eine fast horizontal verlaufende, kernführende Lamelle aufgefallen, die ich durch ein Dutzend aufeinanderfolgender Schnitte (à 6 μ) verfolgen konnte. Diese Membran, die anfänglich zirka in halber Höhe des Dorsale sich durch das Lumen desselben spannt, geht seitlich, und wie mir scheint auch ventralwärts, in die Wandungen des Rückengefäßes über. Leider sind an dieser Stelle meine Präparate zu wenig deutlich, um sicheren Aufschluß über dieses vielleicht als Klappe

funktionierendes Gebilde geben zu können. Merkwürdigerweise fand ich in Längsschnitten durch die betreffende Stelle von Protula die erwähnte Membran nicht mehr.

Das Bauchgefäß.

Das Lumen desselben tritt bei unseren Serpuliden als Spaltraum zwischen den neuralen Mesenterienblättern, die direkt in die Wandungen des Sinus übergehen, auf (Fig. 10, Taf. XVIII, Fig. 62, Taf. XXII, Fig. 64, 78, 79 *vv*, Taf. XXIII). Die Wandungen des Ventrale zeigen deshalb auch denselben Bau, wie diejenigen des Sinus: das an den meisten Stellen einschichtige Peritoneum (bei Protula und Vermilia im Thorax, wo das ventrale Mesenterium stark verkürzt ist, dagegen mehrschichtig), dessen Kerne in das Cölom vorspringen, wird innen begrenzt von zirkulär verlaufenden Ringmuskelfasern (Fig. 11, Taf. XVIII, Fig. 41, Taf. XXI, Fig. 68, 69 *rmf*, Taf. XXIII). Ein Endothel konnte ich nicht beobachten; es kann ein solches höchstens vorgetäuscht werden, wie im Sinus und Rückengefäß, durch die an den Wandungen klebenden Blutzellen, neben denen aber auch immer frei im Lumen des Ventrale liegende vorkommen. Wo die Hämocyten in größerer Anzahl im Bauchgefäß auftreten und die Wandungen des Ventrale zugleich im kontrahierten Zustand fixiert wurden, wird das Gefäßlumen durch die Blutzellen bisweilen ganz verstopft (Fig. 33 *a*, Taf. XX).

Warum bei Vermilia das ventrale Mesenterium schwer zu erkennen ist (Fig. 29, Taf. XX), wurde bereits früher bei der Besprechung des Darmblutsinus der betreffenden Gattung erklärt. Durch ihre ansehnlichere Größe heben sich zwar die Peritonealzellkerne von den Kernen des anstoßenden Bindegewebes ab (Fig. 33 *a*, Taf. XX, Fig. 41 *pk*, Taf.. XXI), was auch für das Dorsale zutrifft.

Das Bauchgefäß, das sehr nahe unter dem ventralen Körperintegument verläuft, grenzt teilweise unmittelbar an die Epidermis an (Fig. 28, Taf. XX, Fig. 54, 55, 62, Taf. XXII, Fig. 64, 78, 79, Taf. XXIII) und erscheint dann häufig, wie in Fig. 55, 59, Taf. XXII dargestellt ist, von dieser nur durch die feine Muskelfaserschicht des Ventrale getrennt.

In der vorderen Thorakalgegend von Hydroides pectinata (Fig. 55, Taf. XXII) fand ich eine größere Strecke weit eine Kommunikation zwischen dem Darmblutsinus und dem Bauchgefäß, indem die neuralen Mesenterienblätter nicht verklebt sind,

sondern auseinanderklaffen, so daß sie dem Blut den Durchtritt aus dem Sinus ins Ventrale gestatten, ein Verhalten, das gewiß auf primitive Verhältnisse des Hämocöls hinweist und auch einen Fingerzeig gibt, wie das Bauchgefäß nur als einen abgeschnürten Rest des Darmblutsinus aufzufassen ist [Lang (30), These (11)].

Die Schlundringgefäße.

Sie sind in ihrem Bau den bereits besprochenen Blutbahnen unserer Serpuliden ganz analog. Die peritoneale Wandung, die sich kontinuierlich in das allgemeine Peritoneum der Cölomhöhle fortsetzt (Fig. 5, Taf. XVIII, Fig. 30 *b—e*, Taf. XX, Fig. 39, Taf. XXI, Fig. 60, Taf. XXII, Fig. 67, Taf. XXIII), ist an der Basis mit zirkulär verlaufenden Ringmuskelfasern austapeziert, welch letztere in der Fig 31, Taf. XX, besonders gut zum Ausdruck kommen, weil dort die Wandung tangential angeschnitten ist.

Die Ringgefäße.

Sie verlaufen an der vorderen Wandung der Dissepimente, haften dieser also an und stellen bloß eine Falte derselben dar (Fig. 49, Taf. XXI, Fig. 71, Taf. XXIII). Die Wandung der Ringgefäße wird denn auch nur von dem einschichtigen Peritoneum gebildet, dessen ovale bis rundlichen Kerne ohne Ausnahme in die Leibeshöhle hineinragen (Fig. 71 *pk*, Taf. XXIII). Bei Eisenhämatoxylinfärbung lassen sich bei den genannten Gefäßen auch an der Basis der peritonealen Schicht zirkulär verlaufende Ringmuskelfasern erkennen (Fig. 41 *rmf*, Taf. XXI).

An den Ringgefäßen in der Thorakalgegend sind die peritonealen Zellen zu birnförmigen, sogenannten Chloragogenzellen umgewandelt, deren kolbenförmiger Teil dem Cölom zugewendet und prall mit rotbraunen Körnchen erfüllt ist (Fig. 18, 20, Taf. XIX). Ob diese Körnchen Exkretionsprodukte oder Reservematerial darstellen, vermag ich nicht zu entscheiden.

Auch an der Basis der Chloragogenschicht, also gegen das Lumen des Gefäßes hin, konnte ich in Querschnitten von Präparaten mit Eisentoxylinfärbung eine schwarze, zirkulär verlaufende Linie, die ich als Zirkelfasern deute, erkennen (Fig. 18, Taf. XIX), was also auch auf Kontraktilität der thorokalen, fast allseitig mit Chloragogenzellen umgebenen Ringgefäße schließen läßt. (In den abdominalen Ringgefäßen findet sich der Chloragogenzellenbelag nur an den ventralen Bogenstücken.)

Die Lateralgefäße.

Sie stellen auch nur Falten des die Leibeshöhle auskleidenden Peritoneums dar (Fig. 43, Taf. XXI, Fig. 63, Taf. XXII, Fig. 73, Taf. XXIII). In bezug auf eine Differenzierung ihrer Wandung sind sie schwierig zu untersuchen; nur in einzelnen Präparaten mit Eisenhämatoxylinfärbung konnte ich an der Basis genannter Gefäße eine zirkulär verlaufende schwarze Linie erkennen, was auf Kontraktilität der unscheinbaren Lateralia schließen ließe.

Die Kiemengefäße.

Auch deren Wandung wird, wie ich bei sämtlichen untersuchten Serpuliden beobachtete, von dem einschichtigen Peritoneum gebildet (Fig. 38, 44, Taf. XXI, Fig. 70, Taf. XXIII). Ich kann, im Gegensatz zu Oerleys Resultaten (37), Ed. Meyers Befund nur bestätigen, daß die Leibeshöhle sich in alle Kiemenfaden und -fädchen hinein fortsetzt, einzig bei Vermilia erscheinen die cölomatischen Hohlräume in den Kiemen, wie im Rumpfe, durch lockeres Bindegewebe zum größten Teil verdrängt (Fig. 25, 26, Taf. XX). Wie die Figuren 38, 44, Taf. XXI zeigen, ist das einschichtige Peritoneum, das die Kiemengefäßwandung bildet und dessen in Plasma eingebetteten Kerne cölomwärts liegen, an der Basis mit feinen zirkulär verlaufenden Ringmuskelfasern ausgekleidet. Letztere sind in den Kiemengefäßstämmen stärker entwickelt. Daß die Kiemengefäße kontraktil sind, läßt sich übrigens leicht am lebenden Tier feststellen und dasselbe gilt ja für die

Thorakalmembrangefäße,

die sich bezüglich ihrer Struktur den geschilderten Blutbahnen anschließen (Fig. 40, Taf. XXI).

Daß wir peritoneale Wandungen auch bei den Gefäßen der Brustmembran antreffen, ist nichts Außergewöhnliches, da ja letztere, wie Ed. Meyer (33) beschreibt, durch eine laterale Ausfaltung des Körperintegumentes entsteht, wobei die Leibeshöhle sich dazwischen schiebt; an den Stellen, wo die Lamellen der Thorakalmembran fest aufeinanderliegen, kann man allerdings den cölomatischen Hohlraum resp. das Peritoneum nicht mehr erkennen.

Nachdem ich die Hauptblutbahnen besprochen habe, möchte ich nur noch darauf hinweisen, daß auch die ganz kleinen Gefäße, wie Fig. 67, Taf. XXIII zeigt, peritoneale Wandungen aufweisen. Ob auch die kleinsten Blutbahnen kontraktil sind? Diese

Frage möchte ich offen lassen. An mehreren günstigen Stellen in meinen Präparaten mit Eisenhämatoxylinfärbung, namentlich bei Vermilia und Protula, konnte ich auch in den kleineren Blutbahnen an der Basis des Peritoneums feine schwarze, zirkulär verlaufende Linien erkennen, woraus man, sofern die Färbung nicht täuscht, schließen kann, daß auch hier die Basis des Peritoneums muskulös differenziert, letzteres also auch als Epithelmuskelschicht ausgebildet sei. Diese Befunde waren aber zu vereinzelt, um, gestützt darauf, ganz sicher behaupten zu können, daß auch die kleinsten Blutbahnen kontraktil seien.

Bezüglich der Struktur des Blutgefäßsystems stellen sich unsere Serpuliden in vielen Beziehungen an die Seite von Chaetozone und Ed. Meyers Zusammenfassung betreffs der Hystologie der Gefäßwandungen genannter Gattung (32, pag. 694/695) läßt sich in den Hauptpunkten auf unsere Serpuliden anwenden, also:

Sämtliche Blutbahnen sind gegen das Cölom hin durch das Peritoneum, das in das allgemeine Peritoneum kontinuierlich übergeht, abgeschlossen. Bei allen größeren Gefäßen, vor allem beim Darmblutsinus, Rücken- und Bauchgefäß, ferner bei den Ringgefäßen und den Kiemengefäßstämmen weist die Wandung der Blutbahnen deutlich eine innere muskulöse Auskleidung, die aus Ringmuskelfasern besteht, auf. Sehr wahrscheinlich sind auch die peritonealen Wandungen der kleineren Blutbahnen als Muskelepithel entwickelt, so daß alle Blutbahnen als kontraktil bezeichnet werden dürften.

Die Wandungen des Darmblutsinus, des Rücken- und Bauchgefäßes setzen sich direkt in die hämalen und ventralen Mesenterien fort, und die Ringgefäße erscheinen als Ausfaltungen der vorderen Wand der Dissepimente. Innerhalb des Darmblutsinus liegt das Darmrohr, das von der Blutflüssigkeit direkt bespült wird. In den Gefäßen ist kein Endothel und im Rückengefäß kein Herzkörper vorhanden.

In der grün gefärbten Blutflüssigkeit flottieren kernhaltige Blutzellen; zum schönen Teil findet man sie aber in den Präparaten den Gefäßwandungen angeklebt, wodurch ein Endothel vorgetäuscht werden kann.

Im Sinuslumen fallen, besonders bei Protula intestinum und Vermilia multivaricosa kernhaltige Stränge auf, welche die innere und äußere Sinuswand verbinden.

Inhalt des Cöloms.

Es blieb mir leider versagt, Beobachtungen über Lymphocyten zu machen, da mir nur geschlechtsreife Serpuliden in die Hände fielen; die Leibeshöhle der untersuchten Tiere war denn fast immer mit Eiern resp. Spermazellen erfüllt, was wohl das Fehlen von Lymphocyten erklärt. Fig. 49, Taf. XXI, zeigt die Bildungsstätten der Genitalprodukte, und zwar, da es sich in unserem Präparat um ein weibliches Exemplar handelt, der Ovarien. Bezüglich deren Lage zeigen die Serpuliden das für die Serpulaceen, von Ed. Meyer geschilderte, allgemein gültige Verhalten: die Genitaldrüsen, deren Mutterboden das Peritoneum ist, liegen an den unteren Bogenstücken der intersegmentalen Ringgefäße, sind aber von diesen durch die Wandung der Dissepimente getrennt, da die Genitaldrüsen an dem hinteren Blatt der Dissepimente liegen.

Von den traubigen Zellklumpen der Genitaldrüsen lösen sich die jungen Geschlechtszellen frühzeitig los (Fig. 49, Taf. XXI) und machen ihre weitere Entwicklung in der eiweißhaltigen Colömflüssigkeit durch. So finden wir in Fig. 49, Taf. XXI, Fig. 63, Taf. XXII, Eier von den verschiedensten Dimensionen; auf sämtlichen Stadien weisen sie aber einen großen rundlichen Kern mit deutlichem Nukleolus und Kerngerüst auf (Fig. 63, Taf. XXII). Hier und da kleben den Eiern 1—2 winzige Zellen an.

Besondere Ausführungsgänge für die reifen Geschlechtsprodukte habe ich nicht auffinden können; aufgefallen ist es mir aber, wie besonders zu beiden Seiten des Abdomens, etwas oberhalb der Hakenwülste, das Integument des Körpers sehr dünnwandig ist, und ich vermute, daß hier, wenn die Leibeshöhle prall mit Geschlechtszellen gefüllt ist, durch Reißen der Epidermis letztere frei werden.

Theoretische Schlüsse.

An Hand der erwähnten histologischen Tatsachen und der aus der Literatur bekannten embryologischen Befunde bei Serpuliden, läßt sich wohl ziemlich sicher die Frage über die Entstehung der Hauptblutbahnen dieser Familie beantworten und ich komme dabei zu Schlüssen, die sich mit den diesbezüglichen Thesen in Langs Trophocöltheorie und zur Hauptsache mit den Ausführungen von Ed. Meyer (34) decken; nämlich:

Die Hauptblutbahnen sind bedingt durch die Segmentierung und Differenzierung der aus den Polzellen entstehenden Mesoderm-

streifen, die ja bei den Anneliden, nach den Angaben der meisten Autoren, sich in metamere Soniten gliedern, wobei ihre proximalen Wandungen die Splanchnopleura liefern und durch Zusammenstoßen der hohlen Somiten unter und über dem Darm in der Medianebene des Körpers die hämalen und neuralen Mesenterien entstehen, während die vorderen und hinteren Wandungen der aneinanderstoßenden Säcke die Dissepimente bilden. In dieser Weise ist die Umbildung der Mesodermstreifen für Psygmobranchus namentlich von Ed. Meyer (33) eingehend geschildert worden. In gleicher Weise wie bei genannter Serpulidenart, entwickeln sich die Mesodermstreifen aus den Polzellen bei Pomatoceros triq. (von Drasche, 16), Eupomatus uncinatus (Hatschek, 24), Serpula, Hydroides pectinata und Protula Meilhaci (Soulier, 50, 51, 52).

Durch die eben geschilderte Differenzierung des Mesoderms, also durch die topographischen Verhältnisse bedingt, werden die Lücken zwischen der Splanchnopleura und dem Darmepithel, resp. zwischen den neuralen und hämalen Mesenterien und den Dissepimenten zu natürlichen Bahnen für die durch das Darmepithel diffundierende Nährflüssigkeit. Somit haben die Blutbahnen ursprünglich keine eigenen Wandungen. — So entsteht denn auch nach Giard (20), der Beobachtungen an den Larven von Salmacina machte, der erste Blutraum, indem sich die Mesodermmasse vom Darm abhebt; der Darmblutsinus erscheint also zuerst, was auch Ed. Meyer und Salensky (45) für Psygmobranchus, wo der Sinus durch Zurückweichen der Splanchnopleura vom Darmepithel gebildet wird, konstatierten.

Daß die Längsstämme, also das Bauch- und Rückengefäß nur durch ein lokales Auseinanderweichen der beiden Mesenterienblätter, resp. Nichtzusammentreten derselben an den Gefäßluminastellen, entstehen, ergibt sich gewiß nicht nur durch logische Schlußfolgerung aus der geschilderten Entwicklung der Mesodermstreifen, sondern auch aus der beschriebenen Lage und der übereinstimmenden Struktur der betreffenden Gefäße bei den erwachsenen Serpuliden: die Lage und die Histologie weisen darauf hin, daß die Wandungen des Darmblutsinus, des Rücken- und Bauchgefäßes genetisch auf dasselbe Blatt, nämlich auf die an der Basis muskulös sich differenzierende Splanchnopleura zurückzuführen sind.

Die Bildung der übrigen Blutbahnen unserer Serpuliden steht mit den diesbezüglichen Thesen in Langs Trophocöltheorie

wohl auch in Einklang, da das Lumen sämtlicher Blutbahnen interseptal ist, indem es gegen das Cölom hin durch peritoneale Wandungen, die in das allgemeine Peritoneum kontinuierlich übergehen, abgeschlossen wird.

An dieser Stelle möchte ich meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. A. LANG und Herrn Prof. K. HESCHELER für die Förderung meiner Arbeit den herzlichsten Dank aussprechen. Herrn Prof. LANG fühle ich mich noch zu besonderem Dank verpfichtet für die Ermöglichung meines Studienaufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel, wo ich in sehr freundlicher Weise aufgenommen wurde und wo mir der verdienstvolle, allzufrüh verstorbene Konservator, Dr. LO BIANCO, in sehr verdankenswerter Weise das nötige Material immer zu verschaffen suchte.

Literaturverzeichnis.

1) Bergh, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Über den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Erste Mitteilung. Anat. Hefte 1900, H. 45 (Bd. XIV, H. 2).
2) Ders., Über den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Zweite Mitteilung. Anat. Hefte 1900, (Bd. XV) H. 37—49.
3) Ders., Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems. Anat. Anz. 1902, Bd. XX.
4) Berkeley, J., Observations on some British Serpulae. Londons Magaz. Nat. Hist. 1834, Vol. VII.
5) Lo Bianco, S., Gli Annelidi Tubicoli del golfo di Napoli. Atti dell' Acad. delle Sc. di Nap., 2_e ser. 1893, Vol. V.
6) Bounhiol, M. J., Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des annélides polychètes. Ann. Sc. nat. zool., sér. 8, 1902, T. XVI.
7) Brasil, L., Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des annélides polychètes. Arch. zool. exp. gén., 4e sér., 1904, T. II.
8) Brunotte, C., Recherches anatomiques sur une espèce du genre Branchiomma. Trav. Stat. Zool. Cette. — Nancy 1888.
9) Bruntz, L., La phagocytose chez les diplopodes. Arch. zool. expér., 4_e sér., 1906, T. V.
10) Caullery, M. et Mesnil, F., Études sur la morphologie et la phylogénie des espèces chez les Spirorbes. Bull. Franc. Belg. 1897, XXX.
11) Chatin, Contribution à l'étude du bâtonnet optique chez les vers. Ann. Sc. nat. zool., sér. 6, 1878, T. VIII.
12) Claparède, E., Les annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève 1870, T. XX.
13) Ders., Recherches sur la structure des annélides sédentaires. Ebenda 1873, T. XXII.
14) Cosmovici, L. C., Glandes génitales et organes segmentaires des annélides polychètes. Arch. zool. exp. 1879—80, T. VIII.
15) Cuénot, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2_e partie: Invertébrés. Arch. zool. expér. génér., 2_e sér., 1891, T. IX.
16) v. Drasche, R., Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. Entwicklung von Pomatoceros triqueter L. Wien 1884.
17) Eisig, H., Die Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 1887, Bd. XVI.
18) Fernandez, M., Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunikaten. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1904, Bd. XXXIX.
19) Fuchs, C., Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chätopoden. Jen. Zeitschr. 1907, Bd. XLII.

20) Giard, A., Note sur le développement de la Salmacina Dysteri. Compt. Rend. de l'Ac. Sc. 1876, Vol. LXXXII.
21) Grube, E., Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg 1838.
22) Ders., Mitteilungen über die Serpulaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Deckel. Jahresber. Nat. Sekt. Schles. Ges. Vat. Kult. 1862.
23) Haswell, W. A., The marine annelids of the order Serpulea. Some observations on their anatomy, with the characteristics of the australian species. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 1885, Vol. IX.
24) Hatscheck, B., Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus. Phil. Arb. zool. Inst. Wien 1885, Bd. I.
25) Jaquet, M., Recherches sur le système vasculaire des annélides. Mitteil. zool. Stat. Neapel 1885, Bd. VI.
26) Jordan, H., Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei Aphrodite aculeata. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1904, Bd. LXXVIII, 2.
27) Joseph, H., Die Amöbocyten von Lumbricus. Arb. zool. Inst. Wien 1909, Bd. XVIII.
28) Jvanov, P., Regeneration des vorderen und hinteren Körperendes bei Spirographis Spall. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1908, Bd. XCI.
29) Kükenthal, W., Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jenaer Zeit. Naturw. 1885, Bd. XVIII.
30) Lang, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Jena 1903.
31) Marcinowski, K., Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amphibien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1906, Bd. XLI.
32) Meyer, Ed., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel 1887, Bd. VII.
33) Ders., ibidem. 1888, Bd. VIII.
34) Ders., ibidem. 1901, Bd. XIV.
35) Mercier, L., Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes. Arch. de zool. expér. et gén., 4e sér., 1906, T. V.
36) Milne-Edwards, H., Recherches pour servir à l'histoire de la circulation du sang chez les annélides. Ann. Sc. N. (2) 1838, T. X.
37) Örley, L., Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel 1884, Bd. V.
38) Pagenstecher, A., Entwicklungsgeschichte und Brutpflege von Spirorbis spirillum. Zeitschr. wiss. Z. 1863, Bd. XII.
39) Philippi, A., Einige Bemerkungen über die Gattung Serpula nebst Aufzählung der von mir im Mittelmeer mit dem Tier beobachteten Arten. Arch. Naturg. 1844, 10. Jahrg.
40) Picton, L. J., On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. J. Micr. Sc. 1898/99, Vol. XLI.
41) Quatrefages, Histoire naturelle des annélides. Paris 1865.
42) Rosa, Dan., I linfociti degli oligocheti. Ricerche istologiche. Mem. Accad. Torino, Ser. 2, 1896, Vol. XLVI.

43) Ders., I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il chloragogeno. Atti Acad. Torino 1898, Vol. XXXIII.
44) de St. Joseph, Les annélides polychètes des côtes de Dinard. Ann. d. Sc. nat. zool. 1894, T. XVII.
45) Salensky, W., Études sur le développement des annélides. Ire partie: Arch. Biol. 1882, T. III, A.
46) Sterzinger, J., Über die Spirorbisarten der nördl. Adria. Abhandlg. K. K. zool. bot. Ges. Wien, 1910, Bd. V.
47) Schneider, G., Über die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. Arb. K. Nat. G. St. Petersburg, 1897, Bd. XXVII.
48) Ders., Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899, Bd. LXVI.
49) Soulier, A., Études sur quelques points de l'anatomie des annélides tubicoles de la région de Cette. Montpellier 1891.
50) Ders., Sur les premiers stades embryogéniques de Serpula infundibulum et Hydroides pectinata. Compt. Rend. de l'Ac. Sc., 1898, T. CXXVI.
51) Ders., Sur l'embryogénie de Protula Meilhaci. id. 1899, T. CXXVIII.
52) Ders., Les premièrs stades embryologiques de la Serpule Mém. Acad. Montpellier, 2e sér., 1907, T. III.
53) Ders., Révision des annélides de la région de Cette. (1re, 2e, 3e partie). Mém. Acad. Montpellier, 2e sér., 1907, T. III.
54) Vejdovski, F., Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1905, Bd. LXXXII.
55) Ders., Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie. Ebenda 1905, Bd. LXXXV.
56) Wiren, A., Beiträge zur Anatomie und Histologie der limivoren Anneliden. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar 1887, Bd. XXII, Nr. 1.
57) Zürcher, L., Histologie der Körper- und Darmmuskulatur und des Hämocöls von Owenia. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1909, Bd. XLV.
58) zur Loye, J. F., Die Anatomie von Spirorbis borealis mit besonderer Berücksichtigung der Unregelmäßigkeiten des Körperbaues und deren Ursachen. Zool. Jahrb., Abt. Morph., 1908, Bd. XXVI.

Nachtrag:

59) Fauvel, P., Sur quelques Serpuliens de la Manche et de la Méditerrannée (Serpula vermicularis L., Protula tubularia Mont.) Compt. Rend. Ass. franc. Av. Sc. 1910, Sess. 38.
60) Malaquin, A., La protonéphridie des Salmacines et Filogranes adultes. Compt. Rend. de l'Ac. Sc. 1908, T. CXLVII.

Erklärung der Tafeln.

Bezeichnungen; für alle Figuren gültig.

am = Ampullen der Thorakalmembrangefäße.
an = Anus.
au = Augen.
b = Bauchmarkstrang.
ba = Basalkörperchen der Wimpern des Darmepithels.
bb = Borstenbündel.
bdr = Bauchschilddrüsen.
bg = Bindegewebe.
bl = Blut.
bs = Basalmembran des Darmepithels.
ch = Neurochord.
chl = Chloragogenzellen.
coe = Cölom.
cu = Kutikula der Epidermis.
d = Darmepithel.
dfi = Fibrillen, die von den Basalkörperchen der Wimpern des Darmepithels ins Plasma der Darmzellen ragen.
di = Dissepiment.
drz[1] = Drüsenzellen der Epidermis resp. des Ösophagus; gefüllt mit Sekret.
drz[2] = Drüsenzellen der Epidermis resp. des Ösophagus; Sekret entleert.
ed = Ende des Darmes.
ep = Epidermis.
ers = Ersatzzellen (Basalzellen) des Darmepithels.
g = Gehirn (oberes Schlundganglion).
gdr = Genitaldrüsen.
h = Hämocyten.
hm = hämale Längsmuskeln.
hms = hämales Darmmesenterium.
hw = Hakenwulst.
kie = Kiemen.
kr = Halskragen.
kst = Kiemenstämme.
lm = Längsmuskeln.
lkr = lateraler Kragenlappen.
m = Mund.
md = Mitteldarm.
mk = Muskelkern.
n = Nerv.
nag = Ausführungsgang der Thorakalnieren.
nkr = neuraler Kragenlappen.
nm = neurale Längsmuskulatur.
nms = neurales Darmmesenterium.
np = äußere Mündung des medianen Ausführungsganges der Thorakalnieren.
ns = Thorakalnierenschlauch.
oe = Ösophagus.
ol = Oberlippe des Mundes.
ov = Eizelle.
pk = Kern einer Peritonealzelle.
pl = Plasmastränge im Sinusraum.
plz = Plasma der Peritonealzellen.
ri = Rinne der Kiemenstrahlen.
rmf = Ringmuskelfasern.
si = Darmblutsinus.
sp = Spermazellen.
stz = Stützzellen in der Epidermis.
tr = Wimpertrichter des Tho-

	rakalnierenschlauches.	*vd*	=	Rückengefäß.
trc	Trichterkanal der Thorakalnieren.	*vk*	=	Gefäß eines Kiemenstrahles.
ul	= Unterlippe des Mundes.	*vkst*	=	Gefäß des Kiemenstammes.
v	= Blutgefäß.	*vl*	=	Seitengefäß.
vc	= Ringgefäß, das den Darmblutsinus resp. das Rückengefäß mit dem Bauchgefäß verbindet.	*vm*	=	Gefäße der Thorakalmembran.
vco	= Schlundringgefäß.	*vv*	=	Bauchgefäß.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Protula intestinum in den Wohnröhren, photographiert nach Tieren, die in ein kleines Aquarium versetzt wurden; in der Mitte eine leer erscheinende Röhre, weil sich die betreffende Protula ganz in dieselbe zurückgezogen hat.

Fig. 2—8. Protula intestinum. — Aus einer Serie von Querschnitten durch den vordern Thorax (Ösophagealgegend). (Celloidineinbettung.) Lupe 1*, Ok. 4.

Fig. 9. Protula intestinum. Vertikaler Längsschnitt durch den vordersten Teil des Thorax in der Medianebene des Körpers. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 10. Protula intestinum. Querschnitt durch die Abdominalgegend. Obj. 2, Ok. 4.

Fig. 11. Protula intestinum. Querschnitt durch das Bauchgefäß (wovon nur die Hälfte gez.) im Abdomen. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Tafel XIX.

Fig. 12. Protula intestinum. Vertikaler Längsschnitt in der Medianebene des Körpers durch den Thorax, an der Übergangsstelle vom Ösophagus in den Mitteldarm. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 13. Protula intestinum. Vertikaler Längsschnitt durch den vordersten Teil des Rückengefäßes. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 14. Protula intestinum. Stück aus der Mitte der Thorakalmembran (Totalpräp., aufgehellt in Nelkenöl) mit 2 metameren Gefäßen und deren Verzweigungen. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 15. Protula intestinum. Querschnitt durch den Sinus mit Plasmastrang. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 16. Protula intestinum. Querschnitt durch den Sinus im Abdomen. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 17. Protula intestinum. Querschnitt durch den Sinus (im Abdomen) und das Mesenterium. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 18. Protula intestinum. Querschnitt durch ein thora-

kales Ringgefäß. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 19. Protula intestinum. Querschnitt durch das Rückengefäß, hinter der Stelle, wo es sich vorn gabelt. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 20. Protula intestinum. Querschnitt durch das Bauchgefäß (Abdomen) und angrenzender Teile. Obj. 16, Ok. 4.

Tafel XX.

Fig. 21. Vermilia multivaricosa. Vertikaler Längsschnitt durch den vordersten Teil des Thorax. (Darmblutsinus ist in der Fig. nur zum Teil ersichtlich, weil dessen äußere Wandung dem Darm stellenweise aufliegt.) Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 22. Vermilia multivaricosa. Vertikaler Längsschnitt durch den mittleren Teil des Abdomens. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 23. Vermilia multivaricosa. Vertikaler Längsschnitt durch das Abdomenende. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 24. Vermilia multivaricosa. Vertikaler Längsschnitt durch den vordersten Thoraxteil, seitlich von der Medianebene des Körpers. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 25. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch die Basis der Kiemen. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 26. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch die Basis der Kiemen, mehr abdominalwärts als in Fig. 25. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 27. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch den Thorax in der Ösophagealgegend. Obj. 2, Ok. 4.

Fig. 28. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch den mittleren Thorax. Obj. 2, Ok. 4.

Fig. 29. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch das Abdomen. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 30a—e. Vermilia multivaricosa. Aus einer Serie von Querschnitten durch die Ösophagealgegend. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 31. Vermilia multivaricosa. Schlundringgefäß, tangential angeschnitten. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 32—33a. Vermilia multivaricosa. Die medianen Partien vom Schnitt in Fig. 29, bei stärkerer Vergrößerung. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 33b. Vermilia multivaricosa. Ein Stück aus dem Darmepithel von Fig. 33a. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 34. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch das Rückengefäß. Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 35. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch die Epidermis aus der lateralen Körperpartie. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 36—37. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch den Sinus. Obj. 4, Ok. 8.

Tafel XXI.

Fig. 38. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch das Gefäß eines Kiemenstrahles. Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 39. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch das Schlundringgefäß und die angrenzenden Teile. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 40. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch ein Stück der Thorakalmembran. Obj. 16, Ok. 4 (ausgez. Tub.)

Fig. 41. Vermilia multivaricosa. Querschnitt durch das Bauchgefäß und das abgehende Ringgefäß. Obj. 4, Ok. 8.

Fig. 42. Hydroides pectinata. Vertikaler Längsschnitt durch die vorderste Thoraxregion (Ösophagealgegend). Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 43. Hydroides pectinata. Querschnitt durch das Seitengefäß mit angrenzenden Partien. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 44. Hydroides pectinata. Kiemenstrahl mit Gefäß im Längsschnitt. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 45. Hydroides pectinata. Horizontaler (nicht genau, sondern etwas schief) Längsschnitt durch den ösophagen Thorax. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 46. Hydroides pectinata. Querschnitt durch das Rückengefäß. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 47. Hydroides pectinata. Das Rückengefäß an der Übergangsstelle in den Sinus im horizontalen Längsschnitt. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 48. Hydroides pectinata. Zwei Pigmenturnen aus der Augengruppe mit angrenzender Gehirnpartie und Epidermis. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 49. Hydroides pectinata. Vertikaler Längsschnitt durch die Abdominalgegend, seitlich vom Darm. Obj. 16, Ok. 4 (ausgezog. Tub).

Fig. 50. Hydroides pectinata. Mitteldarm tangential angeschnitten. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 51. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch ein Stück der Rückengefäßwandung. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 52. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch das Rückengefäß am Übergang in den Sinus. Obj. 4, Ok. 4.

Tafel XXII.

Fig. 53. Hydroides pectinata. Querschnitt durch den ösophagen Thorax. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 54. Hydroides pectinata. Querschnitt durch den hinteren Thorax; Ringgefäß rechts, soweit punktiert schematisch eingezeichnet. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 55. Hydroides pectinata. Querschnitt durch Sinus und Bauchgefäß im vorderen Thorax. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 56. Hydroides pectinata. Ein Stück vom Sinus, wie er in Fig. 55 dargestellt ist, stärker vergrößert. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 57. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch die ösophageale Thoraxregion. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 58. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch den Thorax, am Übergang der Schlundringgefäße ins Ventrale. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 59 a—b. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch den mittleren Teil des Thorax (mediane Partie). Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 60. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch das Schlundringgefäß. Obj. 4, Ok. 4 (ganz ausgezog. Tub.).

Fig. 61. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch das Bauchgefäß mit abgehendem Ringgefäß und angrenzenden Teilen. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 62. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch das Bauchgefäß.

Fig. 63. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch die laterale Körperpartie in der Abdominalgegend. Obj. 4, Ok. 4.

Tafel XXIII.

Fig. 64. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch das Abdomen. Das Ringgefäß rechts ist nach Rekonstruktion einiger Schnitte eingezeichnet. Obj. 16, Ok. 4.

Fig. 65. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch die laterale Partie des Abdomens; Einmündung eines Ringgefäßes in den Sinus. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 66. Serpula aspera. Vertikaler Längsschnitt durch den Darm (Abdomen) seitlich der Medianebene des Körpers. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 67. Serpula aspera. Querschnitt durch den Ösophagus und das Schlundgefäß rechts, mit angrenzenden Partien. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 68. Pomatoceros triquetroides. Querschnitt durch das Bauchgefäß. Obj. 4, Ok. 4 (ausgezog. Tub.).

Fig. 69. Serpula aspera. Querschnitt durch das Bauchgefäß. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 70. Serpula aspera. Querschnitt durch einen Kiemenstrahl. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 71. Serpula aspera. Querschnitt durch ein Ringgefäß im Abdomen. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 72. Serpula aspera. Querschnitt durch das Rückengefäß. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 73. Serpula aspera. Querschnitt durch das Lateralgefäß. Obj. 4, Ok. 4 (ausgez. Tub.)

Fig. 74. Serpula aspera. Darm (Abdomen) tangential angeschnitten. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

Fig. 75. Salmacina aedificatrix. Querschnitt durch die vordere Thoraxgegend. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 76. Salmacina aedificatrix. Querschnitt durch den Thorax, wo die Schlundringgefäße gerade zum Ventrale verschmolzen sind. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 77. Salmacina aedificatrix. Darm tangential angeschnitten. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 78. Salmacina aedificatrix. Querschnitt durch das Bauchgefäß (im Abdomen). Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 79. Salmacina aedificatrix. Querschnitt durch die hintere Abdominalgegend. Obj. 4, Ok. 4.

Fig. 80. Salmacina aedificatrix. Querschnitt durch das Darmepithel mit Sinus in der hinteren Abdominalgegend. Imm. $\frac{1''}{15}$, Ok. 4.

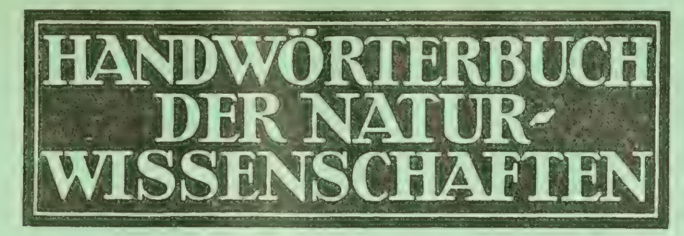
Fig. 81. Salmacina aedificatrix. Querschnitt durch das Darmepithel mit Sinus in der hinteren Abdominalgegend. Obj. 4, Ok. 4 (ausgezog. Tub.).

Die Bezeichnungen Obj. 4 und Obj. 16 beziehen sich auf LEITZ' Apochromate 4 mm, resp. 16 mm und Obj. 2 auf LEITZ' Objektiv Nr. 2; ferner Ok. 4 und Ok. 8 auf LEITZ' Kompensationsokulare 4 resp. 8; Imm. $\frac{1''}{15}$ auf Ölimmersion (Semi-Apoc.) Koristka, Milano. Sämtliche Figuren sind mit LEITZ' Zeich.-Okular entworfen und beim Druck: Taf. XIX, XX, XXIII um $^1/_4$, Taf. XVIII und XXI um $^1/_5$, Taf. XXII um $^1/_7$ verkleinert worden.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Seit Januar 1912 erscheint:



Herausgegeben von
Prof. Dr. E. **Korschelt**-Marburg (Zoologie), Prof. Dr. **G. Linck**-Jena (Mineralogie und Geologie), Prof. Dr. **F. Oltmanns**-Freiburg (Botanik), Prof. Dr. **K. Schaum**-Leipzig (Chemie), Prof. Dr. **H. Th. Simon**-Göttingen (Physik), Prof. Dr. **M. Verworn**-Bonn (Physiologie) und Dr. **E. Teichmann**-Frankfurt a. M. (Hauptredaktion).

Bisher erschien vollständig:

Band I: „Abbau bis Black". Mit 631 Abb. im Text. Umfang: IX und 1163 Seiten Lex.-Format. Preis: **20 Mk.**, in Halbfranz geb. **23 Mk.**

Band VI: „Lacaze-Duthiers—Myriapoda". Mit 1048 Abb. im Text. Umfang: VIII und 1151 Seiten Lex.-Form. Preis: **20 Mk.**, in Halbfranz geb. **23 Mk.**

Band II und VII befinden sich im Druck und erscheinen bis Ende 1912.

Mehr als 300 Mitarbeiter sind es, die ihr Bestes dazu beitragen, um **eine Enzyklopädie der Naturwissenschaften in bisher unbekannter Art** zu schaffen. Die einzelnen Artikel sind von Gelehrten verfaßt, die gerade in dem von ihnen bearbeiteten Spezialgebiet besonders bewandert sind. Die Beiträge sind mit einer großen Anzahl instruktiver Abbildungen ausgestattet.

Zum ersten Male erscheint hier ein Werk, in welchem **das Gesamtgebiet der Naturwissenschaften so zusammengefaßt** wird, daß alle Kreise, die für die Naturwissenschaften ein Interesse haben, Nutzen davon werden ziehen können.

Es gilt das nicht etwa allein **für den naturwissenschaftlichen Forscher,** der sich auf den seiner eigenen Spezialwissenschaft benachbarten Zweigen Rat zu holen wünscht. In diesem Werke wird er ein Hilfsmittel jederzeit an der Hand haben, das ihm **über jede naturwissenschaftliche Frage, die ihm zufällig begegnet, Aufschluß verschafft.**

Neben diesen Gelehrten haben aber **noch viel weitere Kreise der Gebildeten,** sofern sie das Verlangen nach zuverlässiger naturwissenschaftlicher Belehrung empfinden, oft schon nach einem Mittel gesucht, das ihnen in möglichst brauchbarer Fassung jederzeit dieses Verlangen zu erfüllen geeignet ist. Es sind das vor allen Dingen die weitesten Kreise der **Lehrenden,** die den Stoff für den Unterricht nirgends so gedrängt und übersichtlich beisammen finden werden wie hier. Das H. d. N. wird daher ebensowenig in der Bibliothek aller auf den Gebieten der Naturwissenschaften Arbeitenden fehlen dürfen wie in den **Bibliotheken aller Anstalten und Schulen,** in denen naturwissenschaftlicher Unterricht gegeben wird.

Dann aber sind weiter auch namentlich die auf dem Boden naturwissenschaftlicher Erkenntnis fußenden **Techniker und Ingenieure** von der Wichtigkeit einer gründlichen Erkenntnis der biologischen und exakten Naturwissenschaften durchdrungen und können für viele ihrer Aufgaben einer solchen gründlichen Kenntnis auf die Dauer nicht entraten. Nahe liegt es ferner für die **Mediziner,** selbst wenn sie als praktische Ärzte in den Aufgaben des Tages stehen, daß sie dauernd eine Quelle naturwissenschaftlicher Belehrung an der Hand haben müssen. Auch der **Jurist und der Verwaltungsbeamte** sehen sich angesichts der modernen Reformbewegung und der Anforderungen, die das immer verwickelter werdende Wirtschaftsleben an sie stellt, genötigt, sich über die Dinge aus diesem Gebiete zu orientieren, die ihnen früher zum großen Teile fremd und gleichgültig waren. Ja es gibt kaum einen Beruf mehr, der sich nicht häufig Fragen naturwissenschaftlicher Art gegenübersieht, ganz abgesehen davon, daß die Kreise derer, die den Errungenschaften der modernen Naturwissenschaft Neigung und Interesse entgegenbringen, sich von Jahr zu Jahr erweitern. **Überall in der ganzen gebildeten Welt wird dieses große Werk auf das größte Interesse rechnen dürfen.**

Um die Anschaffung zu erleichtern, kann das Werk auch in Lieferungen bezogen werden, von denen 19 jetzt vorliegen und weitere stets in Abständen von 2 bis 3 Wochen folgen werden. Das ganze Werk wird etwa 80 Lieferungen (zum Preise von je 2 Mark 50 Pf.) umfassen bzw. in 10 Bänden vollständig werden. Der Gesamtpreis ist auf etwa 200 Mark, gebunden etwa 230 Mark angesetzt.

——— Lieferung 1 zur Ansicht. — Probeheft kostenfrei. ———

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

ACHTUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, EINUNDVIERZIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 3 TAFELN UND 28 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 8 MARK





JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 7. November 1912.

Weitere Untersuchungen über die Eibildung der Meduse Pelagia.

Von

Julius Schaxel, Jena.

Mit Tafel XXIV.

Die fraglichen Beziehungen zwischen Chondriosomen und Chromidien an der Hand vergleichender Fixations- und Tinktionsstudien aufzudecken, war der Zweck von Untersuchungen, die ich zu Beginn des Jahres 1911 in der Zoologischen Station zu Neapel unternahm. Im Anat. Anz., Bd. XXXIX, p. 337 ff. wurde darüber ein kurzer Bericht gegeben, der die an Echinodermen und Ascidien gewonnenen Resultate enthält. Außer anderen Objekten zog ich auch die Eibildung der Meduse Pelagia noctiluca Pér. et Les. zu diesen Untersuchungen heran. Es ergab sich in allen wesentlichen Zügen eine Bestätigung meiner 1909 in Villefranche-sur-Mer vorgenommenen Untersuchung dieser Oogenese (Zool. Anz., Bd XXXV, p. 407 ff. und ausführlicher Festschr. für R. Hertwig, Jena 1910, Bd. I, p. 167 ff.), so daß ich ungeachtet einiger Besonderheiten, die sich noch herausstellten, von einer neuen Publikation absah. Veröffentlichungen von anderer Seite lassen mich jetzt auf meine damaligen Ergebnisse zurückkommen.

G. Retzius (Biol. Unters., N. F., Bd. XV, Nr. 1, p. 39) erwähnt im Rahmen umfassender Untersuchungen über die Plasmastruktur die Oocyten von Aurelia aurita L. und Cyanea capillata L. Er findet bei diesen Discomedusen nicht wie ich bei Pelagia einen wabigen Bau des Plasmas, sondern schildert ausführlich eine fibrilläre Struktur, die er neuerdings ganz allgemein für die lebendige Substanz annimmt. Meine Auffassung dieser Dinge habe ich in dem eingangs erwähnten Bericht (Anat. Anz., Bd. XXXIX, p. 340) dargelegt. Eine eingehendere Diskussion scheint mir bis zum Abschluß weiterer Untersuchungen unfruchtbar. Augenblicklich interessiert uns aus der Arbeit von Retzius folgendes: In Fig. 1, 2 und 3 auf Taf. XI bildet er in jungen und mittleren Oocyten von Aurelia dem Kern anliegende, mit

Eosin rot gefärbte Massen ab, die er für Deutoplasma hält. Im Zelleib der Cyanea-Oocyte der Fig. 9 (Taf. XI) sieht man einige rundliche oder ovale Körperchen, deren Natur RETZIUS nicht sicher eruieren konnte. In Fig. 14 (Taf. XI) ist die seitliche Partie eines anreifenden Eies abgebildet, das vom eosinroten Dotter abstechende schwarze Kügelchen in geringer Anzahl im Zelleib zerstreut zeigt. RETZIUS betrachtet sie auch als „Dotterkügelchen, die ausnahmsweise die Hämatoxylinfarbe länger behalten" haben. Die den Figuren zugrunde liegenden Präparate sind 2—3 μ dicke Schnitte durch Ovarien, die in Pikrinessigsäure fixiert und mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN und Eosin gefärbt worden sind.

Im Arch. f. Zellforsch., Bd. VII, p. 449 gibt P. BUCHNER ein Referat dieser Arbeit von RETZIUS, in dem er die von RETZIUS abgebildete kernnahe Dotterschicht der Medusenoocyte „aus eigener Anschauung" als einen „distinkten, kompakten Ring" beschreibt, „der aber nicht, wie RETZIUS dies schildert, aus definitiver deutoplasmatischer Substanz besteht, sondern nur an deren Bildung hochgradigen Anteil nimmt, um auf späteren Stadien zu verschwinden". Mir seien diese Verhältnisse entgangen, weil ich eine einheitliche diffuse Dotterbildung im ganzen Plasma beschreibe.

In demselben Bande des Arch. f. Zellforsch., p. 579 sieht sich KEMNITZ zu einer Kritik an meiner Auffassung des Chromatinbegriffes veranlaßt. Bei dieser Gelegenheit erzählt er, daß meine Beobachtungen über die Eibildung von Pelagia eine Nachuntersuchung zur Folge gehabt haben und weiß aus „mündlichen (!) Angaben", „daß SCHAXEL wichtige cytoplasmatische Strukturen gänzlich übersehen hat, so daß sich die Verhältnisse wesentlich anders gestalten". Dieser dunkle Satz bringt zum Ausdruck, daß sein Autor ein Institutsgespräch über Präparate, die mir seit langem recht gut bekannt sind, leichtfertig für eine wissenschaftliche Mitteilung gehalten hat. Jene Präparate sind nicht derart, daß sie zu irgendwelchen Schlüssen berechtigen. Herr BUCHNER ermächtigt mich liebenswürdigerweise zu der Mitteilung, daß es sich um Schnitte durch Ovarien von Medusen handelt, die nicht sicher bestimmt werden konnten. Ihre Fixierung ist unbekannt, aber zweifellos schlecht. Es ist Herrn BUCHNER späterhin ebensowenig wie mir und anderen gelungen, an Pelagia-Material das darzustellen, was aus jenen rätselhaften Präparaten herausgelesen wurde.

Die Ergebnisse meiner neuen Untersuchungen über die Eibildung von Pelagia stimmen mit meinen früheren Angaben, wie

gesagt, überein. Über die Wachstumsphase der Oocyten sei kurz folgendes resümiert: Die Seriation der Stadien folgt aus der Anordnung der Zellen im Querschnitt des Genitalbandes (s. Textfig. A in Festschr. f. R. HERTWIG, Bd. I, p. 171). In den jüngsten Oocyten konvergieren im Kern die Chromatinfäden nach einem Pol. Gleichzeitig erscheint ein Nukleolus, den ich nach seiner Situation während der nächstfolgenden Vorgänge den exzentrischen nannte. Die Chromatinfäden verteilen sich locker im Kernraum und verlieren ihre Geschlossenheit und scharfe Kontur. Dann nimmt der Chromatinbestand des Kernes zu, bis schließlich deutliche chromatische Nukleolen das Kernzentrum einnehmen. Von den Zentralnukleolen aus verbreitet sich das Chromatin zentrifugal auf dem Kerngerüst bis zur Kernmembran. Daran schließen sich in den Präparaten Zellen mit Kernen, die alle Stadien der Bildung innerer und äußerer Chromatinkuppen an der Kernmembran zeigen. Von den äußeren Kuppen aus verteilt sich das Chromatin im Zelleib. Ich ließ mir natürlich bei der Nachuntersuchung die Darstellung solcher entscheidender Fälle besonders angelegen sein und sie gelang bei allen Fixationen und Färbungen. An meiner Deutung solcher Erscheinungen als Chromatinemission ist nichts zu ändern. Sie entspringt keinem unberechtigten Aberglauben an spezifische Färbungen, sondern interpretiert nur die Tatsachen der Präparate. Nach der Emission lösen sich die Zentralnukleolen auf. Es beginnt im Kern die langwierige Rekonstruktion der Reifeteilungschromosomen. Der exzentrische Nukleolus läßt keine morphologischen Beziehungen zum Chromatin erkennen. Er verfällt einer zunehmenden Vakuolisation, um bei der Keimbläschenauflösung in den Zelleib zu gelangen, wo er verschwindet. Im Zelleib finden sich von der Emission an zahllose chromatische Partikel. Sie verdecken das Grundplasma fast völlig, bis im Verlauf der Ausreifung die Chromasie proportional der Bildung von Deutoplasma usw. abnimmt, so daß das reife Ei nur noch intervitelline Kondensationen enthält. Wegen der Einzelheiten der Dotterbildung sei auf meine frühere ausführliche Darstellung (p. 179) verwiesen.

Diese allgemeinen Grundzüge der Eibildung von Pelagia sind das Ergebnis der vergleichenden Betrachtung zahlreicher Präparatenserien von verschiedener technischer Behandlung. Sie stellen also die Zusammenfassung der gleichsinnigen Indizien dar, die mit verschiedenen Mitteln über das Verhalten desselben Objektes zu gewinnen sind. Es sei nun noch auf einige auffällige

Einzelheiten eingegangen, deren Erscheinen mit der speziell angewandten Technik im Zusammenhang stehen muß.

In FLEMMINGsches Gemisch von beifolgender Zusammensetzung (10 Teile 7,5 %ige Chromsäure, 45 Teile destilliertes Wasser, 5 Teile 98 %ige Essigsäure, 40 Teile 10 %ige Osmiumsäure) wurden Stückchen des Genitalbandes einer **Pelagia**, die frisch der Neapler Bucht entnommen war, für 24 Std. gebracht, dann 3 Std. in fließendem Wasser ausgewaschen, im Verlauf weiterer 48 Std. mit Alkohol entwässert und durch Chloroform auf kaltem Wege mit möglichst viel Paraffin von 52—54° C Schmelzpunkt durchtränkt, schließlich unter allmählicher Steigerung der Temperatur einer Wärmewirkung von 56° C nicht über 35 Min. ausgesetzt. Die Schnittdicke betrug 4 μ. Auf diese Weise kamen die Präparate der zunächst besprochenen Serie zustande. Sie ähneln am meisten denen, die ich bei meinen Untersuchungen in Villefranche für die bestgelungenen hielt und vorzüglich meiner Darstellung zugrunde legte. Auf frühen Stadien ist die Wabenstruktur des noch von Einlagerungen freien Plasmas nicht zu verkennen. Bei dem intervitellinen Plasmafachwerk des dottererfüllten Eies ist die Deutung einer Struktur aus gekörnelten Fäden eher möglich, namentlich wenn man die Partikel der intervitellinen Chromatinkondensationen ohne weiteres als Strukturbestandteil des Plasmas ansieht. Präemissions- und Emissionsstadien zeigen das vorhin geschilderte Aussehen. Besondere Gebilde im Zelleibe, wie Dotterkerne, wieder verschwindende Dottervorstufen oder Dottermatrices sind nicht zu finden. Die Schwärzung der endgültigen Dotterschollen durch die Osmiumsäure beginnt in den oberflächlichen Schichten, um erst in den älteren und ältesten Oocyten bis zum Kern vorzudringen, so daß von einer in Kernnähe einsetzenden und peripheriewärts fortschreitenden Dotterbildung wohl nicht die Rede sein kann. Fig. 1 (Taf. XXIV) stellt eine Oocyte nach einem progressiv mit Safranin gefärbten Präparat dar auf einem Stadium zu Beginn der Chromasie des Zelleibes, also nach der Emission. Der Kernaußenseite liegt eine stellenweise verdickte, diskontinuierliche, stark mit Safranin gefärbte Schicht an, deren Ausläufer sich im Zelleib als safraninophile Partikel verlieren. Da diesem Stadium eines mit kompakten Chromatinkuppen bei geringerer Zellgröße vorausgeht und eines mit weiter fortgeschrittener Lockerung folgt, so fasse ich das Stadium als mittleres der Chromatinverteilung von den Außenkuppen aus auf. Fig. 2 (Taf. XXIV) schließt sich daran an. Gefärbt

wurde diesmal mit Parakarmin. Die eigentümliche Schichtung des Zelleibes, die die zu Schollen vereinigten, stark gefärbten Partikel in lamellenartiger Anordnung zeigt, ist kein regelmäßiges, aber immerhin in den Präparaten zuweilen vorkommendes Bild, das sich namentlich da findet, wo die Zellen besonders gedrängt liegen. Es mag demnach durch ein verlangsamtes Eindringen des Fixators hervorgerufen werden und in einem gewissen Grade als Artefakt gelten. Was daran aber als verändernde Wirkung der Technik betrachtet werden kann, ist nicht die Chromatizität des Zelleibes, deren Zustandekommen ja aus dem Zusammenhang der ganzen Entwicklungsreihe der Stadien bekannt ist, sondern lediglich nebensächliche Verschiebungen in der Substanzlagerung. Ähnliches gilt von lokalen, ebenfalls nicht regelmäßig zu konstatierenden Verdichtungen des Zelleibinhaltes, wie sie von einen Stadium vor Beginn der Dotterbildung in Fig. 3 (Taf. XXIV) zu bemerken sind. Im Präparat finden sich hier in schwadenartigen Ansammlungen die mit Gentiana gefärbten Partikel viel dichter, als sie sonst in dem mit Orange gefärbten Plasma verteilt sind. Solche und andere Zufälligkeiten mögen vielfach bei mangelndem Vergleichsmaterial der Anlaß werden zur Beschreibung von Dottermatrices. Dottervorstufen u. dgl. Fig. 4 (Taf. XXIV) stellt einen Zelleibsektor während der Dotterbildung dar nach einem mit Magentarot und Lichtgrün gefärbten Präparate. Man erkennt, wie die Bildungsherde des Dotters von lichter gefärbten Kanälen getrennt werden. Diese von mir früher ausführlich beschriebene Erscheinung muß ich nach der Regelmäßigkeit ihres Vorkommens als normal ansehen.

Nach Fixierung mit Hermannschem Gemisch (75 Teile 1 %ige Platinchloridlösung, 5 Teile 98 %ige Essigsäure, 20 Teile 1 %ige Osmiumsäure; Auswaschen und Einbetten wie vorhin) erhielt ich sehr distinkte alveoläre Plasmastrukturen. Das Kernchromatin erwies sich durchweg schwächer färbbar als das des Zelleibes. Die ganze Serie, auf die ich mich im folgenden beziehe, ist ferner dadurch charakterisiert, daß der Zelleibinhalt, sobald sich die Oocyte an die Sinuslamelle des Genitalbandes anlegt und es von seiten des Entoderms zur Bildung der sog. Zellenkrone kommt, eine merkwürdige Auflockerung erfährt, die sich von der Anheftungsstelle allmählich über die ganze Zelle ausbreitet. Die Emissionsbilder, wie sie in Fig. 5 (Taf. XXIV) abgebildet sind, zeigen die typischen Erscheinungen der Zentralnukleolen und der Chromatinkuppen an der Kernmembran. In der größten der Oocyten

ist der Zelleib reichlich mit emittiertem Chromatin beladen. Da das Chromatin bei der Plasmafällung immer dem dichteren Bestandteil folgt, so haben wir es bei wabigen Strukturen in den Wabenwänden, bei fädigen längs der Fäden zu suchen. Fig. 6 (Taf. XXIV) stellt die im Stadium der Chromasie der Sinuslamelle des Subumbrellarentoderms anliegende Oocyte dar. Zwischen Kern und Sinuslamelle weist der Zelleib eine bedeutend lockerere Fügung seines Inhaltes als in den übrigen Partien auf, ohne aber besondere Einlagerungen erkennen zu lassen. Auf älteren Stadien, wie z. B. in Fig. 7 (Taf. XXIV), hat die Lockerung erstens insofern Fortschritte gemacht, als die Alveolarräume des Plasmas sich noch vergrößert haben, und zweitens, indem sie den Kern umgreifend sich über die ganze Zelle ausdehnt, bis nur noch eine Außenschicht dichterer Substanz vorhanden ist. Es handelt sich offenbar um die Darstellung bei der Fixation quellender Stoffe, die im Zusammenhang mit dem allgemeinen Zellwachstum an den betreffenden Stellen gebildet oder abgelagert werden. Erst wenn die Lockerung den ganzen Zelleib bis auf die dotterfrei bleibende Oberflächenschicht ergriffen hat, sieht man die Dotterschollen auftreten. Der Zelleibsektor der Fig. 8 (Taf. XXIV) zeigt, daß die Dotterbildung zuerst an der Zellaußenseite einsetzt, um kernwärts fortzuschreiten. Was das färberische Verhalten der gelockerten Zellteile anbetrifft, so erscheinen sie in den Präparaten auffallend hell, weil der hier vorherrschende Alveoleninhalt den hellen graugelben Ton zeigt, den das Fixiermittel hervorruft, so nach der Parakarminfärbung der Fig. 6 (Taf. XXIV) oder der Safraninfärbung der Fig. 8 (Taf. XXIV), oder sich mit sog. Plasmafarben sättigt, so mit Lichtgrün in dem mit Eisenhämatoxylin vorgefärbten Präparat der Fig. 7 (Taf. XXIV).

Sehr sonderbar aussehende Präparate erhielt ich durch die Anwendung des folgenden Verfahrens. FLEMMINGsche Flüssigkeit von der oben angegebenen Zusammensetzung wurde mit demselben Quantum 6 %iger Sublimatlösung gemischt und auf 60 ° C erhitzt. Darin wurde fixiert und die Objekte 12 Std. in dem allmählich erkaltenden Gemisch belassen. Einem 3stündigen Auswaschen in fließendem Wasser folgte noch eine Spülung in Jodalkohol. Vor dem Einbetten der Objekte, die nicht länger, als zum Entwässern nötig war, im Alkohol verweilten, kam Chloroform in Anwendung. Die 4 μ dicken Schnitte wurden mit Safranin progressiv gefärbt. Von den Präparaten im allgemeinen ist zu sagen, daß alle gallertigen Teile infolge der heißen Fixierung geschrumpft

sind. Die allerfrühesten Stadien (Oogonien) sind ihrer Zartheit wegen schlecht erhalten. Die derberen Oocyten weisen keine groben Schädigungen (wie sie z. B. eine Fixierung in reinem Alkohol durch Zerreißung usw. hervorruft) auf. Die Plasmastruktur mag als granulär-fädig bezeichnet werden. Das Grundplasma und der Dotter ist graurot, das Chromatin leuchtend rot. Außerdem finden sich auf gewissen Stadien im Zelleib mit Safranin gesättigte Blasen von unregelmäßiger Gestalt, die beim Betrachten der Präparate sofort auffallen. Ähnliches fand ich nur in einigen rasch verarbeiteten Sublimatessigsäurepräparaten in Form unfärbbarer, glasiger Gebilde. Zur Zeit der Chromatinemission ist noch nichts Besonderes zu sehen, wie die Fig. 9 (Taf. XXIV) zeigt. Namentlich enthält der Zelleib außer dem emittierten Chromatin keinerlei Einlagerungen. Erst zu Beginn des mit der Festheftung der Oocyte an der Zellenkrone einsetzenden Wachstums treten die safraninophilen Blasen auf, und zwar zuerst in der zwischen Kern und Zellenkrone gelegenen Zellregion, erst einzeln und dann zu vielen, später so gehäuft, daß sie untereinander verbacken erscheinen. Von hier aus verteilen sie sich mit dem Fortschreiten des Wachstums über den ganzen Zelleib, wie Fig. 10 (Taf. XXIV) zeigt Bevor die Dotterbildung einsetzt, erreicht die Ausbildung der safraninophilen Blasen ihr Maximum. Sie sind dann durch den ganzen Zelleib ungefähr gleichmäßig zerstreut (Fig. 11, Taf. XXIV). Mit der Dotterbildung verschwinden sie so rasch, daß man nur selten Dotter und Blasen noch gleichzeitig in der Zelle antrifft. Fig. 12 (Taf. XXIV) zeigt den Beginn der Dotterbildung an einem Zelleibsektor aus dieser Präparatenserie. Die Bedeutung der Blasen, die nach anderen Färbungen nicht so stark hervortreten wie nach der Behandlung mit Safranin, mag eine ähnliche sein wie die jener Stoffe, die in den Hermann-Präparaten auf den analogen Stadien die Lockerung des Zellinhaltes hervorrufen. Es dürfte sich um dem Dotter vorausgehende Plasmaprodukte handeln, die bei vielen Techniken nicht besonders zur Darstellung gelangen, in manchen Fällen zur Quellung mit möglicherweise folgender Lösung in einem der angewandten Medien (Alkohol, Chloroform) oder zur isolierenden Ausfällung gebracht werden. Der Morphologe hat hier dem Mikrochemiker die Weiterarbeit zu überlassen.

Auf theoretische Ausführungen verzichten wir hier um so mehr, als ich in meinem Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge (Erster Teil, Zool. Jahrb., Bd. XXXIV, Abt. f. Anatomie, 1912) ausführlich auf dergleichen eingehe. Be-

tont sei nur, daß gerade die gern zum Gegenstand der Kritik gemachten Emissionsstadien mit großer Regelmäßigkeit inmitten der wechselvollen Bilder der übrigen Oogenesis zu konstatieren sind. Daß es sich dabei nicht um einen Immissionsvorgang handelt, lehrt die Seriation der Stadien für den Spezialfall der Pelagia-Eibildung, ganz abgesehen von den entsprechenden Erscheinungen, die die Untersuchung der histogenetischen Prozesse aufdeckt. Da alles, was in den Kern soll, den Zelleib passieren muß, so ist es selbstverständlich, daß die Stoffe zur Assimilation des Chromatins im Kern (das „Prochromatin") aus dem Zelleib stammen. Eine Stoffaufnahme dieser Art geht den als Emission gedeuteten Erscheinungen voraus, begleitet sie vielleicht auch; es heißt aber eine grobe Verwirrung anrichten, wenn man die beiden Prozesse verwechselt, wovor ich schon in meiner Ascidien-Arbeit (Arch. f. Zellforsch., Bd. IV, 1909) gewarnt habe.

Jena, Mai 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Näheres über die technische Behandlung der den Figuren zugrunde liegenden Präparate ist aus den Angaben im Text zu ersehen.

Gezeichnet wurde mit Hilfe ZEISSscher Instrumente (Optik, Zeichenapparat, Zeichentisch) auf der Höhe des Objekttisches.

Alle Abbildungen stellen Oocyten erster Ordnung von Pelagia noctiluca PER. et LÉS. oder Teile von solchen nach 4 μ dicken Schnitten dar.

Es gelten die Abkürzungen:

Ap = homogene Apochromat-Immersion n. A. 1,3, 2 mm;
Co = Compensationsokular.

Fig. 1—4. Nach in FLEMMINGschem Gemisch fixiertem Material.

Fig. 1. Beginn der Chromasie des Zelleibes. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap, Co 12.

Fig. 2. Extranukleäres Chromatin in scholliger und lamellöser Lagerung. Gefärbt mit Parakarmin. Optik Ap, Co 12.

Fig. 3. Das Chromatin ist in Schwaden im Zelleib verteilt. Gefärbt mit Gentianaviolett und Orange. Optik Ap, Co 4.

Fig. 4. Zelleibsektor aus der dotterbildenden Oocyte: Bildungsherde und zuführende Kanäle. Gefärbt mit Magentarot und Lichtgrün. Optik Ap, Co 4.

Fig. 5—8. Nach in HERMANNschem Gemisch fixiertem Material.

Fig. 5. Emissionsstadien. Gefärbt mit Hämalaun. Optik Ap, Co 6.

Fig. 6. Beginn der Auflockerung des Zelleibinhaltes zwischen Kern und Sinusentoderm. Gefärbt mit Parakarmin. Optik Ap, Co 4.

Fig. 7. Die Lockerung des Zelleibinhaltes hat sich bis auf eine dichtere Außenschicht über die ganze Zelle ausgedehnt. Gefärbt mit Eisenhämatoxilin und Lichtgrün. Optik Ap, Co 4.

Fig. 8. Zelleibsektor aus der dotterbildenden Oocyte. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap, Co 4.

Fig. 9—12. Nach mit dem p. 8 angegebenen Verfahren behandelten Material. Progressive Färbung mit Safranin.

Fig. 9. Chromatinemission. Optik Ap, Co 12.

Fig. 10. Safraninophile Blasen bald nach ihrem Auftreten. Optik Ap, Co 4.

Fig. 11. Safraninophile Blasen im ganzen Zelleib zerstreut. Optik Ap, Co 4.

Fig. 12. Zelleibsektor beim Beginn der Dotterbildung. Optik Ap, Co 4.

Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen.

I. Die Regio ethmoidalis des Primordialkraniums von Manatus latirostris.

Von

Ernst Matthes, Breslau.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Mit 8 Figuren im Text.

Einleitung.

Während man lange Zeit hindurch bei der Betrachtung und Beschreibung des Wirbeltierschädels das Augenmerk ausschließlich auf die Ausgestaltung und Zusammensetzung seiner knöchernen Elemente gerichtet hatte, kam man etwa seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts, vor allem infolge einer befruchtenden Wirkung der Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte zu der Überzeugung, daß man daneben unbedingt auch den Knorpelschädel, den Verläufer des knöchernen in Ontogenese wie Phylogenese, in den Kreis wissenschaftlicher Betrachtung ziehen müsse, ja, daß der Knorpelschädel als der primäre gegenüber dem erst sekundär entstehenden knöchernen Schädel bei Diskussion aller morphologischen und genetischen Probleme die führende Rolle zu spielen berufen sei.

Aus diesem Gesichtspunkte heraus entstanden die Arbeiten, die das Primordialkranium zum ersten Male dem knöchernen Schädel gegenüber selbständig und eingehend bearbeiteten und von denen unter anderen die von Jacobson (42), Spoendli (46), Decker (83) und Parker (74, 85) als die für uns wichtigsten hervorzuheben sind.

Bei diesen Arbeiten bediente man sich nun zunächst derjenigen Untersuchungsmethode, die sich hier ganz von selbst als einfach und direkt zum Ziele führend ergab: der Präparation mit

Schere und Skalpell, eventuell unter Zuhilfenahme der Lupe. Bei der Zartheit und Kleinheit der zu behandelnden Objekte konnte mit Hilfe dieser Methode ein befriedigender Einblick in den Aufbau des Primordialkraniums nicht erreicht werden.

Aber auch die Anwendung der Schnittechnik (Parker) erwies sich nicht als besonders fördernd. Denn wenn auch mit ihrer Hilfe in der genaueren Erkenntnis von Einzelheiten im mikroskopischen Bilde manches gewonnen wurde, so wurde dieser Gewinn doch allzu teuer dadurch erkauft, daß nun dem Forscher an Stelle des körperlichen Objektes selbst eine Reihe von oft vielen Hunderten von Querschnittsbildern vorlag, bei deren rein geistiger Rekonstruktion die Plastik der Darstellung infolge des komplizierten Baues eines ganzen Kraniums empfindlich leiden mußte. Es haben daher die äußerst sorgfältigen und mühsamen Schnittbeschreibungen Parkers die Kenntnis vom Aufbau des Knorpelschädels leider nur wenig gefördert.

Eine neue Epoche in der Erforschung des Primordialkraniums der Wirbeltiere beginnt mit dem Erscheinen der Arbeit E. Gaupps über das Primordialkranium von Rana fusca (93), denen in den nächsten Jahren seine anderen hervorragenden Untersuchungen an Lacerta agilis (1900) und Echidna aculeata (1908) folgten. Gaupp wandte zum ersten Male die Plattenmodelliermethode an und bewies durch die Tat, welch glänzende Resultate sich mit Hilfe dieser neuen Methode auf dem schon so häufig bearbeiteten Gebiete erreichen ließen. Ein Vergleich der Schnittbilder Parkers oder auch der Abbildungen Deckers mit den greifbar plastischen Modellwidergaben Gaupps vermögen den gewaltigen Fortschritt, den wir diesem Forscher schon in rein technischer und methodischer Hinsicht verdanken, mehr als alle Worte deutlich zu machen, demgegenüber die Untersuchungen der früheren Forscher nur als Vorarbeiten mit unzureichenden Mitteln erscheinen können.

Gaupps Verdienste beruhen jedoch nicht nur in dieser richtigen Erkenntnis der uns hier allein zum Ziele führenden Methode, vielmehr verdanken wir ihm auch eine Fülle von neuen Tatsachen, interessanten Anregungen und grundlegenden Ideen, eine Vertiefung in der Auffassung des ganzen Problems. Es ist daher nur natürlich, daß die im letzten Jahrzehnt erschienenen Arbeiten durchaus auf Gaupps fundamentalen Untersuchungen fußen, wie sie sich auch der von ihm angewandten Methode bedienten. Die Umständlichkeit und Langwierigkeit dieser Methode

erklärt es wohl, daß nur wenige Publikationen seit GAUPPS ersten Arbeiten erschienen sind. Auf dem hier uns speziell interessierenden Gebiete des Säugerkraniums sind es die Arbeiten von FISCHER über Talpa europaea (1901), Semnopithecus und Macacus (1903), Tarsius spectrum (1905), von VOIT über Lepus cuniculus (1909), von MEAD über Sus scrofa (1909), von OLMSTEAD über Canis familiaris (1911), wozu noch Homo sapiens kommt.

Wie dringend daher das Bedürfnis zu weiteren Untersuchungen besteht, hat VOIT erst jüngst so treffend ausgesprochen, daß ich seine Worte hier anführen möchte (p. 431): „Recht gering ist also bis jetzt, wie wir sehen, die Zahl der Säugerspezies, deren Chondrokranien eine auf den GAUPPschen Auffassungen basierte exakte Untersuchung erfahren haben. Und doch ist es jetzt unbedingt erforderlich, eine möglichst große Anzahl von Säugerspezies in den Kreis der Untersuchung einzubeziehen. Denn nicht nur mannigfaltige, den einzelnen Spezies eigentümliche Formen harren noch ihrer morphologischen Erklärung, sondern auch manche der allgemeineren Fragen müssen noch einen weiteren Ausbau erfahren. Was an den bisher untersuchten Formen als spezielle, auf einen engeren Kreis beschränkte Anpassung, was andererseits als charakteristisch für den ganzen Säugerstamm anzusehen ist, das läßt sich für manche Einzelheiten nur auf Grund eines reichlichen Vergleichsmaterials entscheiden. So wird also vorerst die Untersuchung jeder Einzelform noch wesentlich dazu beitragen können, unsere Anschauungen über den Säugerschädel zu befestigen, zu klären und in manchen Einzelheiten zu modifizieren.“

Zur Erreichung dieses von VOIT vorgezeichneten Zieles wird hoffentlich auch der von mir gelieferte kleine Beitrag, der das Primordialkranium von Manatus latirostris behandeln soll, erwünscht und verwendbar sein [1]). Zur Herstellung des Modells benutzte ich eine Querschnittserie durch den Kopf eines Embryos von 6,85 cm direkter Körperlänge, den Prof. KÜKENTHAL früher im Tausch vom britischen Museum erhalten hatte und als jüngstes Stadium in seinen „Vergleichend-anatomischen

1) In der vorliegenden Arbeit konnte außer einigen einleitenden Angaben über den Gesamtbauplan des Chondrokraniums von Manatus nur die Regio ethmoidalis untersucht und behandelt werden. Die Darstellung der übrigen Regionen dieses Kraniums hoffe ich in einiger Zeit folgen lassen zu können.

und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Sirenen" beschrieben und abgebildet hat (1897, vgl. Taf. I, Fig. 1—3). Es ist das fast der jüngste der wenigen bisher überhaupt untersuchten Sirenenembryonen und ich erlaube mir Herrn Prof. KÜKENTHAL für die Überlassung dieses kostbaren Materials meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Leider war die Querschnittserie schon vor vielen Jahren hergestellt und daher ohne Rücksicht auf eine spätere plastische Rekonstruktion, d. h. ohne Richtebene durchgeführt worden. Um diesem Mangel nach Möglichkeit abzuhelfen, konstruierte ich mir zunächst unter Anwendung der Methoden von HISS und SCHAPER (angegeben in K. PETER, Die Methoden der Rekonstruktion, Jena 1906, p. 77—80 und 124—126) einen sagittalen Längsschnitt durch den Kopf des Embryo (Fig. 1), wobei ich als Profillinie die Linie von der Nase über Stirn und Scheitel zum Nacken benutzte, so wie sie mir Fig. 2, Taf. I in KÜKENTHALS bereits zitierter Arbeit bot. Mit Hilfe des so erhaltenen Längsschnittes durch Nasenseptum und Schädelbasis war es möglich, die einzelnen Wachsplatten in der richtigen dorsoventralen Verschiebung aneinander zu fügen, während ihre laterale Orientierung bei der bilateralen Symmetrie des Schädels keine Schwierigkeiten bot. Ich hoffe auf diese Weise größere Fehler vermieden zu haben.

Das Primordialkranium von Manatus latirostris.

A. Allgemeiner Bauplan des ganzen Kraniums.

Im Gesamtbauplan entspricht das Primordialkranium von Manatus latirostris durchaus der Grundform des Säugerkraniums, wie sie sich aus den bisher vorliegenden, einzelne Spezies behandelnden Arbeiten als allen Mammaliern gemeinsam erschließen läßt.

In seiner kaudalen Hälfte stellt es eine flache, ellipsoide, der Aufnahme des Gehirns dienende Schale dar, deren Boden eine solide Knorpelplatte bildet, in deren seitlichen Partien eine große Lücke (das Foramen spheno-parietale DECKERS) ausgespart bleibt, während sie nach oben völlig offen ist.

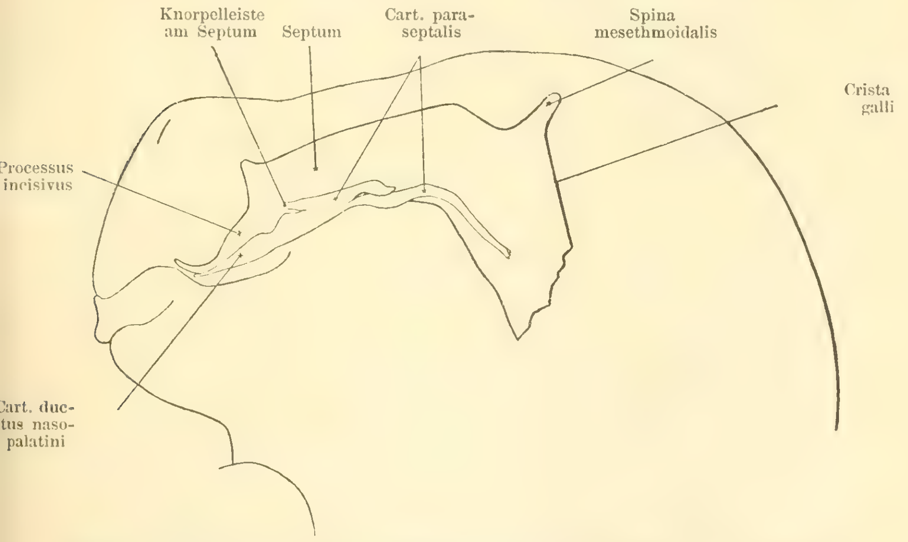
An diese breite Schale setzt sich nun, die orale Hälfte des Primordialkraniums bildend, das Knorpelgerüst der Nase an, im Prinzip eine Doppelröhre, die, im Ansatz etwa halb so breit wie die Hirnschale, sich nach vorn mehr und mehr verschmälert.

Im Gegensatz zur kaudal gelegenen Hirnschale sind bei ihr gerade die dorsalen Teile besonders vollständig entwickelt, während ein eigentlicher Boden überhaupt nicht zur Ausbildung kommt. Bemerkenswert ist, daß dieser oral gelegene Teil des Schädels, der allgemein als Regio ethmoidalis abgegrenzt wird, der Schädelbasis gegenüber unter einem Winkel von etwa 110° abgeknickt erscheint. Die gleiche Knickung, wenn auch nicht in so starkem Maße, konstatiert VOIT bei Lepus cuniculus und FISCHER an Affenembryonen, während bei Echidna aculeata und bei Talpa europaea die Schädelbasis nur einen ganz flachen Bogen beschreibt.

B. Regio ethmoidalis.

1. Das Knorpelgerüst der Nase bei Manatus.

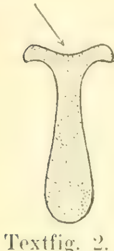
Durch die Ethmoidalregion zieht sich in ihrer ganzen Länge das rein knorpelige Septum nasi hindurch, kaudal homokontinuierlich in die Regio orbito-temporalis, den „Balkenboden“



Textfig. 1. Rekonstruierter Längsschnitt durch das Septum nasi; zugleich Lateralansicht des Paraseptalknorpels. Vergr. 4 fach.

übergehend. Das Septum (Textfig. 1 u. 3) stellt eine vorn niedrige, hinten um das Doppelte höher werdende kräftige Platte dar, die den anderen Knorpelteilen der Nase Halt und Stütze gibt. Basal ist das Septum in seiner ganzen Länge verdickt, verjüngt sich nach oben zu, um dorsal wieder etwas stärker zu werden und

sich hier leicht auseinander zu gabeln. Dadurch entsteht der für die vordere Hälfte des Septums typische Querschnitt, wie ihn Textfig. 2 wiedergibt. Durch die dorsale Gabelung kommt es zur Ausbildung eines Sulcus supraseptalis, der sich von der vorderen Spitze bis fast zum Fuße der später zu erwähnenden Spina mesethmoidalis hinzieht. Oral zieht sich der obere Rand des Septums in einen kleinen Vorsprung aus, fällt dann als Vorderrand senkrecht abwärts, ja, buchtet sich sogar etwas nach innen ein, unter der Einwirkung der sich oral von ihm fest zusammenschließenden Intermaxillaria.



Textfig. 2. Querschnitt durch das Septum. Vergr. 4fach

Hiermit hat aber das Septum in seiner ganzen Höhe sein orales Ende noch nicht erreicht; der ventrale, wie erwähnt stärker angeschwollene Teil findet vielmehr eine direkte Fortsetzung in einer allmählich niedriger werdenden Knorpelplatte, die in dem von den Maxillaria und Intermaxillaria gebildeten Canalis incisivus schräg abwärts zieht und, sich seiner Form anpassend, zu einem ovalen Knorpelstab wird, der sich verjüngend unter leichter Aufwärtsbiegung im Bindegewebe des Ganges sein Ende findet.

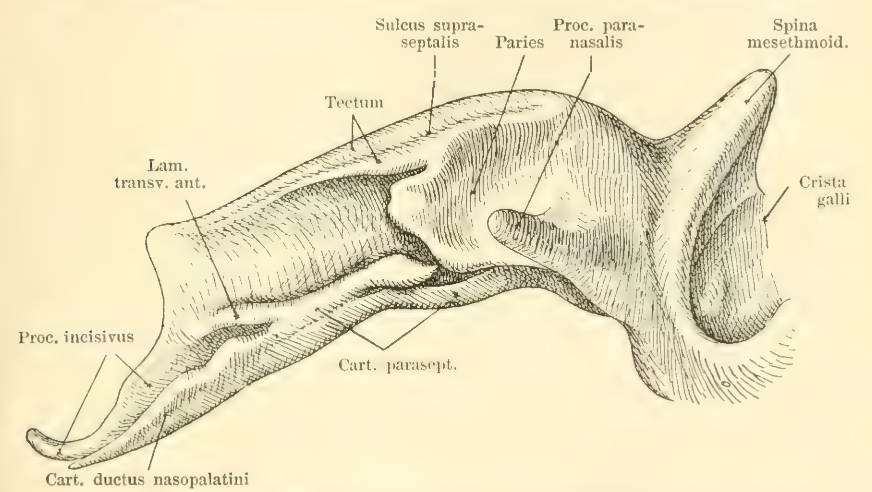
Verfolgen wir die dorsale Kante des Septums von vorn nach hinten, so sehen wir, daß sie zunächst, und zwar im größten Teile ihres Verlaufes, leicht ansteigt, dann aber abfällt, so einen Buckel bildend, um gleich darauf noch einmal, jetzt aber steiler und höher aufzusteigen, zu einem kräftigen schräg nach oben und hinten gerichteten Sporn, einer Spina mesethmoidalis [1]). Die kaudale Kante des Septums schließlich ragt als kräftig entwickelte Crista galli in das Innere der Schädelhöhle hinein.

Von der dorsalen Kante des Septums nimmt das Tectum nasi und die Paries nasi ihren Ursprung (Textfig. 3): die beiden den Sulcus supraseptalis bildenden Leisten legen sich kaudal immer weiter seitlich aus und bilden so die leicht gewölbte Decke, dann biegen sie nach unten um und stellen dadurch auch die Seitenwand des Nasenhohlraums her. Diese, die hintere Hälfte des Cavum nasi seitlich deckende Knorpelpartie bildet zunächst eine

1) Ich übernehme diese Bezeichnung der Arbeit FREUNDS: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schädels von Halicore dugong", 1908.

einfache, vertikal absteigende Platte; weiter hinten, in der Region des vorerwähnten Buckels, wölbt sie sich dagegen, lateralwärts doppelt soweit ausgreifend, rundlich nach außen, wobei der verdickte Unterrand sich nach innen und oben umschlägt. In diesem erweiterten kaudalen Abschnitt sind die später zu beschreibenden Muscheln angelegt.

In dem am meisten kaudal gelegenen Teile der Nasenkapsel schließlich geht die Seitenwand in einen ausgedehnteren, horizontal gestellten Boden über, eine Lamina transversalis posterior, die sich medial dem Septum fast bis zur Berührung nähert, nur durch eine ganz dünne Bindegewebszone von ihm getrennt bleibt



Textfig. 3. Modell der Regio ethmoidalis des Primordialkraniums von Manatus latirostris (direkte Körperlänge 6,85 cm). Vergr. 8fach. Lateralansicht.

und so einen soliden Boden des hintersten Abschnittes des Cavum nasi, der Schlußkuppel, herstellt. Sie bildet zugleich, später als „Schlußplatte" verknöchernd und mit dem Septum verschmelzend das Dach des Ductus nasopharyngeus.

Die erwähnte „Schlußkuppel" trägt ihren Namen insofern zu Unrecht für das vorliegende Kranium, als die Lamina cribrosa hier noch nicht knorpelig entwickelt, die Kuppel also nach hinten gegen das Cavum cerebrale noch nicht abgeschlossen ist. Nur zwei kleine Knorpelspangen, die beiderseits von unten in die bindegewebige Anlage der Siebplatte hineinziehen, deuten auf die schräg nach vorn geneigte Knorpelplatte hin, die hier später die Nasenhöhle von der Schädelhöhle abtrennt und nur durch ihre feinen Poren den Fila olfactoria den Durchtritt gestattet.

Während nun bei der Mehrzahl der bisher untersuchten Säugerkranien die Schlußkuppel einen kaudalen Blindsack der Nasenhöhle darstellt, der sich unter den Hirnteil des Schädels hinunterschiebt, doch so, daß er von der Orbitotemporalregion, insbesondere der Ala orbitalis durch eine Spalte, die Fissura orbitonasalis durchaus getrennt bleibt, ist bei Manatus die Seitenwand und der Boden der Schlußkuppel, die vorhin erwähnte Lamina transversalis posterior, mit dem Vorderrand der Ala orbitalis homokontinuierlich verwachsen. Nur an einer Stelle zeigt die breite, schräg gestellte Knorpelplatte, die direkt aus Boden und Seitenwand der Nase in die Ala orbitalis überleitet, eine kleine Lücke, den Rest der großen spaltförmigen Fissura orbitonasalis anderer Säuger.

Diese beiden Erscheinungen, einmal die Verbindung zwischen Schlußkuppel und Ala orbitalis, sodann die Reduktion der Fissura orbitonasalis geben der Nasenkapsel im Verein mit dem Fehlen einer Lamina cribrosa zunächst ein eigentümliches und schwer verständliches Aussehen. Doch finden wir für beide Erscheinungen Parallelen an den Kranien anderer Säuger. Es besteht nämlich einerseits bei Echidna aculeata, wie Gaupp gezeigt hat, eine direkte Vermelzung der Hinterwand der Schlußkuppel mit dem vorderen Rand der Ala orbitalis, andererseits ist es bei Semnopithecus maurus, wie Fischer beschreibt, zu einem Verschluß der Fissura orbitonasalis bis auf eine oder zwei kleine Knorpellücken gekommen.

Die Paries nasi zeigt noch eine interessante Fortsatzbildung, auf die ich etwas näher eingehen muß. Es war vorhin beschrieben worden (Textfig. 3), wie die Seitenwand in ihrer vorderen Hälfte eine einfache vertikal absteigende Knorpellamelle darstellt, in ihrer hinteren Hälfte dagegen sich seitlich doppelt soweit rundlich vorwölbt und damit für die Ausbildung der Ethmoturbinalia Raum schafft. Es erhält infolgedessen dieser kaudale Abschnitt der Nasenkapsel nicht nur ein Dach und eine Seitenwand, sondern auch eine transversalliegende Vorderwand, die zum Septum senkrecht steht und rechtwinklig in den vorderen, dem Septum parallel laufenden Abschnitt der Paries umbiegt.

Von dieser oral sehenden Vorderwand entspringt nun an ihrer lateral untersten Ecke ein kräftiger Knorpelfortsatz, der nach vorn und außen zieht und sich in den engen Spalt zwischen Maxillare und Processus orbitalis des Frontale einschiebt; dadurch hilft er die Orbita von oben her schließen. Über das Schicksal

dieses Knorpelfortsatzes vermag ich nur anzugeben, daß er noch im Laufe der embryonalen Entwicklung atrophiert. Denn bei dem 9,7 cm langen Schädel von Manatus Koellikeri[1]) war er restlos verschwunden. Der Fortsatz liegt genau an der Stelle, an der sich später das Lakrimale bildet.

Ein homologes Gebilde findet sich meines Wissens nur beim Menschen wieder. Hier beobachtete v. MIHALKOVICS an gleicher Stelle einen Knorpelfortsatz, den er wie folgt beschrieb (1899, p. 86—87): „Am knieförmigen Vorsprung ist die Paranasalplatte (= Paries nasi) am dicksten, und es geht von hier ein runder Knorpelstab ab (Processus cartilagineus paranasalis), der rostralwärts zieht und den vertikal hinuntergehenden Tränennasengang gabelförmig umgreift. Ich habe diesen Fortsatz schon anderwärts erwähnt (HEYMANNS Laryngologie, p. 70), und denselben mit dem MECKELschen Knorpel im Unterkiefer verglichen.... Der Paranasalfortsatz wandelt sich nicht einfach in Bindegewebe um, sondern erhält rund herum durch periostale Ossifikation eine Knochenkruste und es erfolgt in seinem Innern eine chondrale Ossifikation (5.—6. Monat). Inzwischen schreitet die bindegewebige Verknöcherung des Oberkiefers fort, und der verknöcherte Paranasalfortsatz wird in den Oberkiefer einverleibt, so daß vom 7. bis 8. Monate an nichts mehr davon zu erkennen ist.“ Auch am Plattenmodell des menschlichen Primordialkraniums von HERTWIG ist der Fortsatz angedeutet (vgl. auch KALLIUS, p. 214 und Fig. 77).

Daß wir nun bei Manatus einen gleichen Fortsatz der Paries nasi gefunden haben (hier jedoch ganz bedeutend kräftiger entwickelt), und daß dieser Fortsatz bisher nur bei Homo und Manatus beobachtet wurde, ist gewiß sehr seltsam; doch kann, infolge der völlig gleichen Lage, eine Homologie kaum bestritten werden. Da er andererseits nach FISCHER beim Affenschädel nicht entwickelt ist, kommt ihm eine tiefere phylogenetische Bedeutung wohl nicht zu. Über seine funktionelle Bedeutung läßt sich allerdings bis jetzt auch nichts aussagen. Daß er zur Bildung des Maxillare verwandt wird, scheint mir nach seiner Lagebeziehung zu diesem Knochen bei Manatus nicht wahrscheinlich.

1) Vgl. KÜKENTHAL, 97. Ich untersuchte diesen Schädel in einer von der philosophischen Fakultät der Universität Breslau preisgekrönten Arbeit und hoffe, die an ihm gemachten Befunde in nächster Zeit veröffentlichen zu können.

Im Innern der Nasenhöhle sind die vier Ethmo-turbinalia bereits weit entwickelt; ich finde jederseits zwei Endo-turbinalia, zwischen denen noch zwei Ecto-turbinalia stehen. Sie nehmen ihren Ursprung von der Paries bzw. dem Tectum nasi; doch spricht die an den Querschnitten selbst zu machende Beobachtung, daß diese Knorpelleisten an einigen Stellen von dem Nasenkapselknorpel bindegewebig getrennt sind, für eine primär isolierte Anlage der Muscheln, wie sie ja von anderen Säugern bekannt ist. Da eine Lamina cribrosa noch nicht ausgebildet ist, enden die Ethmo-turbinalia kaudal frei.

Das 1. Endo-turbinale inseriert im Innern der Nasenhöhle auf einer Linie, die, nach außen projiziert, etwa die Umbiegungslinie von Tectum in Paries nasi ergibt. Es stellt eine ziemlich hohe, nach unten herabhängende Leiste dar; Spuren einer Auseinandergabelung und Einrollung finden sich nicht.

Das 2. Endo-turbinale (= 4. Ethmo-turbinale) geht aus dem nach oben umgebogenen Nasenboden hervor, strebt als hohe Platte aufwärts nach hinten und oben, so daß seine freie Kante der des herabhängenden 1. Endo-turbinale entgegensieht und ihr parallel läuft, von vorn unten nach hinten oben. So begrenzen die beiden Endo-turbinalia medial die Ausbuchtung der hinteren Nasenkapsel, in der es nun noch zwischen ihnen zur Ausbildung zweier Ecto-turbinalia gekommen ist, von denen das untere (= 3. Ethmo-turbinale) erst als kurze, niedrige Leiste entwickelt ist.

Unter und hinter dem 4. Ethmo-turbinale liegt die Schlußkuppel, die, wie oben erwähnt, erst später eine kaudale Wand durch die Lamina cribrosa erhält; oral zieht sie sich ein Stück seitlich in das 4. Ethmo-turbinale hinein, weitet es ballonartig auf, bildet eine Nische, einen nach vorn geschlossenen Blindsack, so, wie es Fischer bei Talpa beschreibt (01, p. 532 und Fig. 6).

Wie mir der Vergleich mit dem mazerierten Schädel eines erwachsenen Manatus latirostris zeigt, erleidet die Muschelregion im Verlaufe der weiteren Entwicklung keine wesentlichen Formveränderungen mehr. Auch hier finde ich die beiden Endoturbinalia in gleicher Lage und Ausbildung, als einfache Knochenlamellen; zwischen ihnen liegen die beiden niedrigen Ectoturbinalia. Doch muß erwähnt werden, daß die beiden Endoturbinalia sich oralwärts durch eine knöcherne Brücke verbinden können. Die Schlußkuppel ist sowohl kaudal durch die Lamina cribrosa gegen die Hirnhöhle hin, als auch ventral durch die das Septum erreichende Schlußplatte gegen den Nasenrachengang ab-

gegrenzt. Mit einer hakenförmig gebogenen Sonde können wir auch hier konstatieren, daß sich die Schlußkuppel in das unterste Ethmo-turbinale oralwärts hineinzieht. Die ganze hintere Nasenhöhle erscheint jedoch beim erwachsenen Tiere relativ viel schmäler. Es ist dies bedingt durch die starke Einziehung der Seitenwände, wie sie sich während der postembryonalen Entwicklung an der Hirn- und Nasenhöhle geltend macht, infolge der kräftigen Ausbildung der Musculi temporales (näheres darüber bei Dilg).

Als Rest des Bodens der knorpeligen Nasenkapsel von Manatus, zu dessen Beschreibung ich mich nun wende, hatte ich bereits im am meisten kaudal gelegenen Abschnitt die Lamina transversalis posterior erwähnt. Auf die Länge des ganzen Septums berechnet, deckt diese horizontale Platte etwa nur das hinterste Neuntel des Cavum nasi nach unten ab. Dem Septum legt sie sich mit ihrem medialen Rande fast bis zu unmittelbarer Berührung an, verschmilzt jedoch nicht mit ihm. Ein gleiches Verhalten in dieser Beziehung zeigen die Primordialkranien von Talpa und Lepus. Bei Echidna dagegen verschmilzt, wie Gaupp zeigt, die Lamina transversalis posterior mit der basalen Kante des Septums. Doch ist dies nach Gaupps Auffassung eine sekundäre Erscheinung; denn auch am Primordialkranium von Lacerta fand er die gleiche Trennung dieser beiden Knorpelmassen, so, wie sie die untersuchten Mammalia außer Echidna zeigen.

Von der Lamina transversalis posterior und zwar von ihrem medialen Rande, dort, wo sie sich dem Septum fast bis zur Verschmelzung anlegt, geht ein Knorpelstab aus, der im Querschnitt als hochgestelltes Oval erscheint. Dieser Knorpel, die Cartilago paraseptalis, zieht unter leichter welliger Krümmung nach vorn, gewinnt dabei erheblich an Höhe, so daß sie hier eine nach innen leicht eingebogene Platte darstellt, die sich der basalen Verdickung des Septums anschmiegt. In diese Platte schneidet von hinten her ein Spalt ein, der sich als oberflächliche Rinne noch sehr weit nach vorn verfolgen läßt. Oberhalb dieser Rinne schneidet nun auch von vorn her eine breitere Kerbe in die Platte ein. Der durch diese Kerbe entstehende obere Gabelast findet nach sehr kurzem, rein horizontalen Verlaufe dadurch sein Ende, daß er mit dem medial gelegenen Septum verschmilzt; eine kleine Knorpelleiste am Septum, die nach vorn zu bald verstreicht, deutet seinen Verlauf nach der Verschmelzung noch an. Es besteht also hier eine homokontinuierliche Verbindung zwischen

Paraseptalknorpel und Septum nasi, die als Rest einer Lamina transversalis anterior aufzufassen ist.

Der unterhalb der oralen Einkerbung gelegene Ast des Paraseptalknorpels dagegen begleitet als zunächst noch ziemlich hohe Platte, dann wieder als rundlicher Knorpelstab die ventrale Kante des Septums weiter nach vorn und zieht sich mit dem oben beschriebenen oralen Fortsatz der Nasenscheidewand schräg nach unten in den Ductus incisivus hinein. Hierbei rückt er mehr auf die ventrale Seite dieses Fortsatzes und findet ein wenig früher als dieser selbst im Bindegewebe des Ganges sein orales Ende. Diesen durch die Einkerbung vom Paraseptalknorpel teilweise geschiedenen Knorpelfortsatz fasse ich als Cartilago ductus nasopalatini auf.

2. Allgemeiner Bauplan des knorpeligen Nasengerüstes der Mammalia.

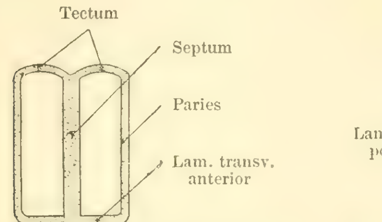
Über das knorpelige Nasengerüst von Manatus war bisher so gut wie nichts bekannt. Es finden sich nur kurze Angaben bei Stannius und bei Murie, in denen von dem Vorhandensein eines Septum nasi und eines Nasendaches gesprochen wird. Im Gegensatz dazu sind wir über die Verhältnisse bei Halicore durch die eingehenden Untersuchungen Freunds (1908) aufs beste orientiert. Ein Vergleich seiner Angaben mit meinen Befunden wird zeigen, daß die beiden Genera nur im allgemeinen im Aufbau der knorpeligen Nase übereinstimmen, im einzelnen jedoch in einigen recht wesentlichen Punkten voneinander abweichen. Erst der Vergleich beider Genera ermöglicht es uns daher, ein Bild der Gestaltung der Nasenknorpel in der interessanten Ordnung der Sirenen zu gewinnen.

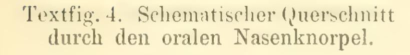
Da ich mich ferner mit der Deutung, die Freund den einzelnen Knorpelteilen gibt, nicht immer einverstanden erklären kann, erscheint es mir angebracht, zunächst einen Blick auf das knorpelige Nasengerüst der Säugetiere überhaupt zu werfen, um dann das Schema seines Aufbaues und seiner Reduktion bei den Sirenen etwas eingehender zu behandeln.

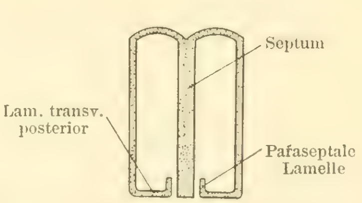
Spurgat, der sich als erster genauer mit der Erforschung der Nasenknorpel bei verschiedenen Säugerspezies befaßte (1896), machte auch den Versuch, ein allgemein gültiges Schema ihres Aufbaues aufzustellen. Wenn auch das von ihm entworfene Bild infolge neuerer Untersuchungen als nicht ganz treffend erscheint, und es insbesondere nach den Befunden Gaupps am Echidna-

kranium den Anspruch aufgeben muß, als reelles Ausgangsstadium zu gelten, von dem aus sich die Nasenknorpel aller Säuger in ihrer großen Mannigfaltigkeit durch Reduktionserscheinungen ableiten lassen, so hat das von Spurgat entworfene Schema doch noch seinen Wert, wenn man es eben nur als solches betrachtet und verwendet, wie ich im folgenden tun will.

Spurgat vergleicht das Knorpelgerüst der Nase mit den Läufen einer Doppelflinte: Als zwei Knorpelröhren liegen die Umhüllungen der beiden Nasengänge nebeneinander, sich medial an das Septum nasi ansetzend. Während aber die gewölbten Decken- und Seitenpartien lückenlose Knorpelwände darstellen, ist der Boden der Röhre nicht vollständig geschlossen. Vielmehr erlangt hier die sich nach innen umbiegende Seitenwand nur an einer Stelle Verbindung mit der Basis der Nasenscheidewand, ganz vorn nämlich, die horizontale Lamina transversalis anterior



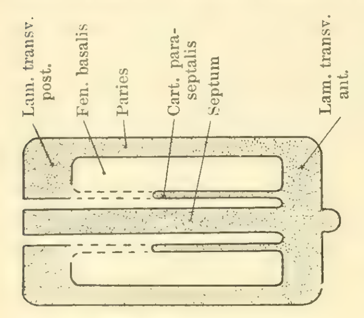

Textfig. 4. Schematischer Querschnitt durch den oralen Nasenknorpel.



Textfig. 5. Schematischer Querschnitt durch den kaudalen Nasenknorpel.

bildend. Auch ganz hinten bildet zwar die Seitenwand einen Boden der Röhre, eine Lamina transversalis posterior aus, doch erreicht dieser Boden die Basis des Septums nicht. Im Querschnitt durch die orale Partie, wie ihn Textfig. 4 schematisch wiedergibt, sehen wir daher den Knorpel um den Eingang zum Cavum nasi herum einen allseitig geschlossenen Ring bilden, eine Zona anularis (Gaupp). Ein entsprechender Schnitt durch die kaudale Partie (Textfig. 5) zeigt den unvollkommenen Bodenverschluß durch die Lamina transversalis posterior, die sich medial zu einer paraseptalen Lamelle aufbiegen kann. Zwischen den Laminae transversales bleibt eine langgestreckte Lücke ausgespart, die Fenestra basalis. In dieser Lücke kommt nun noch ein Reststück des Bodens zur Ausbildung. Es zieht sich nämlich (Textfig. 6) von der Lamina transversalis anterior her die Fenestra durchsetzend ein Knorpelstab nach hinten am Septum entlang, und daher Paraseptalknorpel genannt. Ursprünglich besaß er

auch hinten eine Verbindung mit dem soliden Nasenboden, in die Lamina transversalis posterior übergehend, wie es der Saurierschädel zeigt, doch ist bei fast allen bisher daraufhin untersuchten Mammaliern dieser Zusammenhang sekundär gelöst, so daß der Paraseptalknorpel nun hinten frei in der Fenestra basalis endet (Textfig. 6). Der Knorpel erleidet bei den verschiedenen Säugetieren äußerst mannigfache Variationen und Reduktionen, bedingt durch seine sekundären Beziehungen zum Jacobsonschen Organ und dessen mehr oder weniger vollkommene Ausbildung.



Textfig. 6. Ventralansicht des Nasenknorpels. Schematisch.

In der Nähe des Paraseptalknorpels kommt es nun meist noch zur Ausbildung eines zweiten Knorpels, der Cartilago ductus nasopalatini. Sie zieht entweder von dem ersteren völlig isoliert am Nasenboden entlang, oder aber, und das ist die Regel, sie tritt mit dem Paraseptalknorpel auf mehr oder minder weite Strecken in Verbindung und kann dann als eine Fortsatzbildung an ihm erscheinen, die schräg abwärts steigend dem Stensonschen Gang zur Stütze dient.

3. Reduktive Veränderungen, die zur Herausdifferenzierung des knorpeligen Nasengerüstes der Sirenen führten.

Betrachten wir nun die Veränderungen, die an dem Knorpelgerüst der Nase vorgehen mußten, damit sich die bei Sirenen gefundenen Verhältnisse ergaben.

Septum nasi. Das Septum zeigt noch ungefähr die ursprünglichen einfachen Verhältnisse, wie es überhaupt derjenige Abschnitt der Nasalknorpel ist, der die geringsten Variationen in der Reihe der Säugetiere erleidet. Die Oberkante des Septums verläuft nicht, wie sonst die Regel ist, gradlinig, sondern bildet in ihrem hinteren Abschnitt einen Buckel, der bei dem mir vorliegenden Manatusembryo etwas stärker hervortritt, als bei den von Freund untersuchten Halicore Embryonen.

Beiden Genera gemeinsam und daher als für Sirenen charakteristisch zu bezeichnen ist sodann die Spina mesethmoidalis, ein kräftiger Knorpelsporn, der von der hinteren Ecke der Oberkante des Septums ausgeht und sich zwischen die beiden

Frontalia von hinten und unten einkeilt. Bei Halicore bleibt er in der embryonalen Entwicklung sehr lange erhalten und durchstößt hier sogar mit seiner Spitze das knöcherne Schädeldach in der Sutura sagittalis. Die orale Kante des Septums weist bei Halicore eine Einbuchtung auf, die FREUND als Folge des Zusammenschlusses der beiden Intermaxillaria deutet. Das gleiche Verhalten finde ich bei Manatus; der Deutung FREUNDS schließe ich mich vollkommen an.

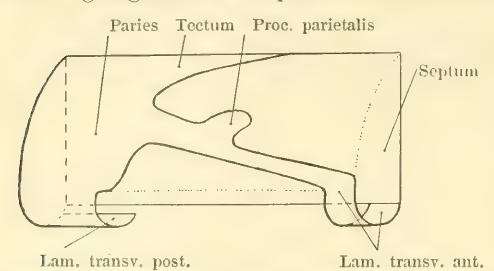
Die wichtigste Abweichung vom Schema besteht aber in der Ausbildung eines schnabelartigen Septalfortsatzes, der sich schräg abwärts in den Canalis incisivus hineinsenkt und den ich daher provisorisch als Processus incisivus (septi cartilaginei) bezeichnen möchte. (Etwas umständlicher, aber dafür allgemeiner zu verwenden wäre die der Bezeichnungsweise SPURGATS angepaßte Benennung Processus medialis s. c. ventralis). Dieser Processus incisivus findet sich nicht nur bei Manatus, wo ihn schon STANNIUS gesehen und ihn, ohne irgend einen Zweifel auszusprechen, als „Vordere Verlängerung der Cartilago septi narium", also als reine Fortsatzbildung des Septums aufgefaßt hat (p. 7), sondern auch bei Halicore. Doch ist er hier infolge der mächtig ausgewachsenen Intermaxillaria, die einen langgestreckten röhrenförmigen Canalis incisivus bilden, erheblich länger als bei Manatus. Ein homologes Gebilde sehe ich mit FREUND in der schnabelartigen Verlängerung des Septums bei Walen, und fand es schließlich noch, wenn auch bei weitem nicht so stark entwickelt, bei Tapirus indicus wieder.

FREUND deutet diesen Septalfortsatz als ein Verschmelzungsprodukt der medial gerückten Cartilagines ductus nasopalatini und bezeichnet ihn daher direkt als Cartilago ductus nasopalatini; ich komme darauf noch einmal weiter unten zu sprechen.

Tectum und Paries nasi. In diesen Partien ist bei den beiden Sirenengattungen eine starke Reduktion eingetreten, die in einigen Punkten einander parallel lief, während sie in anderen einen prinzipiell abweichenden Verlauf nahm.

Vom Tectum nasi bleibt nur der kaudale Abschnitt in voller Breite erhalten, bei Halicore (Textfig. 7) etwa ein Viertel, bei Manatus mehr (Fig. 8), etwa die Hälfte. Oralwärts verschmälert sich dagegen das Nasendach mehr und mehr, so daß es schließlich nur noch in der Form zweier ein wenig nach unten gebogener Leisten an der dorsalen Kante des Septums erscheint.

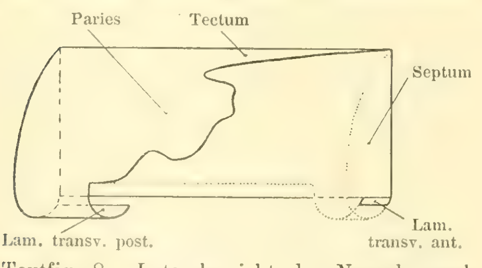
Von der Paries nasi gelangt bei Halicore nach den Befunden FREUNDS der kaudale Abschnitt zur Entwicklung, aus dem Restviertel des Nasendaches umbiegend; von der ganzen vor dieser Zone gelegenen Wandpartie ist bei Halicore nur eine Knorpelspange erhalten, die diese Region etwa diagonal durchzieht (Textfig. 7), in die Lamina transversalis anterior auslaufend. Dieser Knorpelspange sitzt dann noch ein weiteres Reststück der Seitenwand „wie eine mächtige platte Klaue" auf, der Processus parietalis (FREUND).



Textfig. 7. Lateralansicht des Nasenknorpels von Halicore. Schematisch. Die von Tectum, Paries und Solum nasi erhalten gebliebenen Teile stark umzogen, die Konturen der reduzierten Teile punktiert. Paraseptal- und Nasopalatinknorpel nicht eingezeichnet.

Zur Reduktion ist demnach ein großes dreieckiges Stück orodorsal von dieser Spange gekommen und ein kleineres Stück kaudoventral von ihr. Bemerkenswert ist, daß bei Halicore die stark reduzierte Seitenwand ihre Verbindung mit der Lamina transversalis anterior bewahrt hat. FREUND bezeichnet daher die Verbindungsspange mit den anschließenden Septum- und Bodenpartien als Zona anularis im Sinne GAUPPS.

Bei Manatus (Textfig. 8) ist zunächst in gleicher Weise der kaudale Abschnitt der Seitenwand im Anschluß an das Tectum wohl entwickelt. Nur reicht die breite Seitenwand, wie auch das Dach, weiter nach vorn als bei Halicore. Durch einen oralen Einschnitt ist der vorderste Teil der Wand vom Dache geschieden. Es ist dieser Einschnitt aufzufassen als die kaudale Spitze der großen dreieckigen Platte, die bei Halicore der Reduktion anheimfällt.



Textfig. 8. Lateralansicht des Nasenknorpels von Manatus. Vgl. Fig. 7.

Der wichtigste Unterschied zwischen den beiden Genera besteht nun darin, daß bei Manatus die Seitenwand keine orale Spange diagonal nach vorn zur Lamina transversalis anterior ent-

sendet. In der vorderen Hälfte fehlt also jeder Rest einer ehemaligen Seitenwand, es kommt daher auch nicht zur Ausbildung einer Zona anularis, vielmehr fließen Fenestra basalis und Fenstra narina im Gegensatz zu Halicore hier zusammen.

Solum nasi. Eine Lamina transversalis posterior finden wir bei Manatus wie Halicore in völlig gleicher Weise entwickelt, als eine horizontal gestellte Knorpelplatte im kaudalen Abschnitt des Cavum nasi, die mit dem Septum nicht in Verbindung tritt, das primitive Verhalten also bewahrt hat.

Wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Genera begegnen uns dagegen bei der Betrachtung der Lamina transversalis anterior und der Cartilagines paraseptales. Bei Halicore ist eine Lamina transversalis anterior noch ziemlich kräftig entwickelt. Sie steigt vom unteren Rande des Septums schräg aufwärts nach hinten, der Restspange der Seitenwand entgegenstrebend.

Wenn auch hierin eine Abweichung von der Norm besteht, da die Lamina transversalis anterior für gewöhnlich eine horizontale, rein seitlich ziehende Platte darstellt, so kann uns das nicht hindern, mit Freund das beschriebene Gebilde bei Halicore der Lamina transversalis anterior anderer Säuger gleich zu setzen. Denn auch bei Ovis aries fand Spurgat, daß eine Pars posterior des Processus lateralis ventralis, wie er die Lamina transversalis nennt, schräg nach hinten und oben zieht, um mit der Cartilago navicularis Verbindung zu erlangen. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei Lepus cuniculus, wo Voit die Steilstellung der ursprünglich horizontal liegenden Lamina als bedingt durch die außerordentliche Schmalheit der Nasenkapsel und die Kürze der Seitenwand dem Septum gegenüber erklärt (p. 586).

Auch bei Manatus kommt, wie ich glaube annehmen zu müssen, eine Lamina transversalis anterior zur Entwicklung, wenn auch in stark reduzierter Form. An der gleichen Stelle des Septums, von der bei Halicore die schräg nach oben gerichtete Lamina transversalis ausging, fand sich beim vorliegenden Embryo eine kleine horizontal ziehende Knorpelleiste am Septum, die aus sich den oberen Gabelast des Paraseptalknorpels hervorgehen läßt, wie oben beschrieben wurde. Für die Auffassung, daß wir es hier mit einer Lamina transversalis anterior zu tun haben, spricht außer dem Vergleich mit Halicore die Verbindung mit dem Paraseptalknorpel. Denn wenn überhaupt eine Verbindung zwischen Paraseptalknorpel und Septum nasi vorhanden ist, so findet sie, wie es Spurgat angibt, durch Vermittlung der Lamina

transversalis anterior, seinen Processus ventralis lateralis, statt, der bei guter Entwicklung eine horizontale Platte, bei starker Reduktion eine Knorpelleiste oder einen Knorpelhöcker darstellt, wie ihn SPURGAT als „Knorpelstock“, HERZFELD als „Knotenpunkt“ beschrieben haben.

Die stärkere Reduktion der Lamina transversalis anterior bei Manatus gegenüber Halicore erklärt sich durch die bei Manatus gleichfalls stärkere Reduktion der Seitenwand. Bei Halicore ist ja noch ein Reststück der Seitenwand in dieser vorderen Hälfte erhalten, die diagonale Spange, die FREUND in ihrem oberen hinteren Teile mit vollem Recht einer Cartilago navicularis gleichsetzt. Bei Manatus hingegen ist dieser Teil der Seitenwand völlig geschwunden. Auf diese Wechselbeziehung zwischen Reduktion der Seitenwand und Reduktion des vorderen Bodenabschnittes, zwischen Cartilago navicularis und Processus lateralis ventralis (= Lamina transversalis anterior), macht schon SPURGAT aufmerksam (p. 595): „Der Processus lateralis s.c. ventralis erhält sich in ziemlich gleichbleibender Gestalt bei allen untersuchten Tieren, bis auf die, welche eine vollständige Reduktion der Cartilago navicularis erfahren haben. Hier fällt er gleichsam von selbst fort, da er keine Aufgabe mehr zu erfüllen hätte, nachdem schon die ihm obliegende seitlich untere Abschließung der Nasengänge von dem vordringenden Processus nasofrontalis praemaxillae übernommen worden war.“

Ich wende mich nun zur Besprechung der letzten Reste des Nasenbodens in seiner mittleren Partie, den Cartilagines paraseptales und ductus nasopalatini, die wegen ihres engen Zusammenhanges am besten auch zusammen behandelt werden.

Bei Halicore fand FREUND die Cartilagines paraseptales als zwei langgestreckte Knorpellamellen, die hinten etwa in der Mitte der Fenestra basalis beginnen, sich dem Unterrande des Septums seitlich eng anschmiegend mit ihm nach vorn ziehen, ohne jedoch an irgend einer Stelle mit ihm zu verschmelzen. Dann biegen sie mehr auf die ventrale Seite des Septums um und begleiten so seinen Processus incisivus weiter nach vorn, um etwa gleichzeitig mit ihm in zwei feinen seitlich divergierenden Knorpelstreifen im Bindegewebe des Ductus nasopalatinus zu enden.

Isolierte Cartilagines ductus nasopalatini fand FREUND bei Halicore nicht. Er faßte aber den Processus incisivus des Septums als aus ihnen durch Verschmelzung entstanden und daher ihnen homolog auf.

Bei Manatus fand ich die Cartilagines paraseptales an gleicher Stelle wie bei Halicore, dem Unterrande des Septums angeschmiegt. Während jedoch bei Halicore die Paraseptalknorpel vom Septum und von der Lamina transversalis anterior völlig losgelöst sind, nehmen sie bei Manatus ihren oralen Ursprung aus der zum Knorpelhöcker reduzierten Lamina transversalis anterior. Ferner finden sie nicht schon in der Mitte der Fenestra basalis ihr kaudales Ende, sondern ziehen kontinuierlich weiter nach hinten, um schließlich in den medialen Rand der Lamina transversalis posterior einzumünden.

Die Cartilago paraseptalis ist also bei Manatus in ihrer ganzen ursprünglichen Länge erhalten geblieben [1]). Dieses interessante, für den Saurierschädel typische Verhalten ist bisher unter allen Säugetieren nur bei Halmaturusembryonen von SEYDEL und bei Lepus cuniculus von VOIT gefunden worden. Speziell bei Manatus ist dieses Verhalten um so bemerkenswerter, als ein JACOBSONsches Organ hier gar nicht mehr zur Entwicklung kommt, die vollkommene Ausbildung des Paraseptalknorpels also auch nicht bedingt sein kann durch die Notwendigkeit eines Schutzes für dieses Organ. Vielmehr dokumentiert sich hier die Cartilago paraseptalis deutlich als ein Rest des Nasenhöhlenbodens, dessen Beziehung zum JACOBSONschen Organ erst sekundär erworben wurde.

Mit den Paraseptalknorpeln innig verwachsen sind die Cartilagines ductus nasopalatini, die kurz vor dem Ansatz des Paraseptalknorpels in der Lamina transversalis anterior von diesem sich abzweigen und nun schräg nach unten, allmählich mehr auf die Ventralseite des Processus incisivus rückend, in den Ductus incisivus hinabsteigen. Diese Knorpelstücke sind zweifellos identisch mit dem vorderen Teil der Cartilagines paraseptales, wie sie FREUND bei Halicore beschrieben hat.

Es besteht also hier ein prinzipieller Unterschied in der Auffassung FREUNDS und der meinigen, und zwar ein Unterschied, der in gleicher Weise für Manatus wie für Halicore besteht. Entweder ist bei beiden Gattungen der Processus incisivus den Carti-

1) Diese Angabe stützt sich, wie überhaupt die Schilderung des ganzen Nasenskelettes bei Manatus, nur auf den einen mir vorliegenden Embryo. Es ist nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich, daß in der weiteren embryonalen Entwicklung der Nasenknorpel von Manatus in mancher Beziehung Umwandlungen durchzumachen hat. Speziell steht zu erwarten, daß der Zusammenhang des Paraseptalknorpels mit der Lamina transversalis posterior bei weiterer Entwicklung gelöst wird. Doch ist diese Loslösung als sekundäre Erscheinung hier nicht von prinzipieller Bedeutung.

lagines ductus nasopalatini gleichzusetzen und die an der Basis des Septums und seines Fortsatzes hinziehenden Lamellen in ihrer ganzen Länge als Cartilagines paraseptales zu bezeichnen, wie Freund es will; oder aber es ist der Processus incisivus als reine Fortsatzbildung des Septums aufzufassen, und die beiden Knorpellamellen in ihrem hinteren Abschnitt den Cartilagines paraseptales, in ihrem vorderen (vor der Lamina transversalis anterior) den Cartilagines ductus nasopalatini gleichzusetzen, wie ich es tun möchte.

Da mich meine Auffassung zu einem Forscher in Gegensatz bringt, dessen verdienstvolle Arbeiten sich gerade auf diesem Gebiete bewegten, so möge es mir erlaubt sein, durch eine etwas eingehendere Darlegung meiner Gründe für diese abweichende Auffassung zu versuchen, ihr eine bessere Stütze zu verleihen.

4. Kritische Untersuchung der bisher geltenden Auffassung über die Natur der basalen Nasenknorpel bei Sirenen.

Ich will versuchen, zunächst den negativen Beweis zu erbringen, daß der Processus incisivus den Cartilagines ductus nasopalatini nicht homolog sein kann (unter a), dann den positiven Nachweis zu führen, daß der vordere Teil der Cartilagines paraseptales Freunds den Cartilagines ductus nasopalatini gleichzusetzen ist (unter b).

a) Der Processus incisivus kann nicht den Cartilagines ductus nasopalatini homolog sein.

1. Der Processus incisivus der Sirenen ist unpaar, die Cartilagines ductus nasopalatini sind, bei den meisten Säugern, paarige Gebilde; nur in sehr wenigen Ausnahmefällen ist eine sekundäre Verschmelzung der paarig angelegten Knorpel beobachtet worden. So fand es Grosser bei Vespertilioniden (p. 16): „Die Cartilago ductus incisivi bildet eine ziemlich ebene Platte, welche nach vorn unten geneigt ist. Die Knorpel der beiden Seiten verbinden sich im ausgewachsenen Zustande bei allen untersuchten Vespertilioniden in der Mittellinie unterhalb des Septums und ragen in die mächtig vergrößerte Papilla incisiva hinein . . . . Bei den untersuchten älteren Embryonen von Vesperugo pipistrellus ist dieser Knorpel durchweg paarig, die Verbindung in der Medianebene ist also eine sekundäre Bildung.“ Ein ähnliches Verhalten zeigen die Cartilagines ductus nasopalatini bei Echidna, wie es Gaupp (1908, p. 715) schildert: „Von Stadium 49 an erfolgt eine Verschmelzung der beiderseitigen

Palatinplatten in der Mittellinie, die zur Bildung einer breiten einheitlichen, in den sekundären Gaumen eingelagerten Knorpelplatte führt. Den beiden Paraseptalknorpeln legt sich dieselbe von ventral her ganz innig an."

Bei allen anderen bisher untersuchten Säugetieren sind die Cartilagines ductus nasopalatini durchaus paarige Gebilde; und auch bei den beiden angeführten Ausnahmen ist doch jedesmal die ursprünglich paarige Anlage ausdrücklich angegeben, bei Halicore fand aber FREUND nach eigener Aussage (1911, p. 435) keine Spur einer paarigen Anlage mehr. Auch nicht bei dem jüngsten von ihm untersuchten Embryo (direkte Körperlänge 42 cm). Auch bei dem mir vorliegenden bedeutend jüngeren Embryo von Manatus (direkte Körperlänge 6,85 cm) ist der fragliche Knorpel ein unpaares Gebilde.

2. Nehmen wir aber einmal an, daß in noch jüngeren Stadien von Sirenenembryonen als dem von mir untersuchten der Processus incisivus paarig wäre, etwa durch einen sagittalen Teilschnitt in zwei parallel ziehende Hälften zerfiele, so würde der später verschmolzene Knorpel doch noch von dem bei Echidna und Vespertilio beschriebenen durch seine Form erheblich abweichen. Denn bei diesen beiden Säugern stellt die unpaare Cartilago ductus nasopalatini eine dorsoventral sehr niedrige, horizontal gestellte Knorpelplatte dar, bei Halicore dagegen ist der Processus incisivus ein starker dreikantiger Knorpelbalken, der den Ductus incisivus fast völlig ausfüllt; bei Manatus ist dieser Fortsatz sogar in Form einer vertikal gestellten Platte entwickelt, die im Ansatz etwa halb so hoch ist wie das Septum selbst.

3. Am entschiedensten spricht aber gegen eine Gleichsetzung des Processus incisivus bei Sirenen mit der sekundär unpaaren Cartilago ductus nasopalatini bei Echidna und Vespertilio eine kritische Betrachtung der Lagebeziehung dieses Knorpels bei Sirenen und den beiden genannten Säugern. Denn während bei ihnen — wie auch bei all den anderen Mammaliern, bei denen die Knorpel paarig geblieben sind — die einheitliche Cartilago ductus nasopalatini ventral vom Paraseptalknorpel liegt, würde, wenn der Processus incisivus den Cartilagines ductus nasopalatini gleichzusetzen wäre, wie FREUND es will, bei Halicore und Manatus allein die Cartilago ductus nasopalatini dorsal vom Paraseptalknorpel liegen (vgl. FREUND 1908, Fig. 47).

4. Ferner spricht der Umstand gegen die von FREUND gewollte Homologisierung, daß der Processus incisivus ein mit dem

Septum derart verbundenes Knorpelstück darstellt, daß er von ihm weder durch eine äußere Einkerbung, noch durch eine innere Strukturgrenze abgeteilt erscheint. Durchaus kontinuierlich geht der Processus aus dem Septum hervor, unterscheidet sich von ihm nur durch seine geringere Höhe, die ja durch die dorsal von ihm zusammenwachsenden Intermaxillaria rein mechanisch leicht erklärt werden kann.

5. Geben wir nun aber wieder einmal die Möglichkeit zu, daß bei den Sirenen die Cartilagines ductus nasopalatini schon auf sehr früher Entwicklungsstufe mit dem Septum zur Verschmelzung gelangten, und sehen wir uns nach Analogien in der Säugetierreihe um, so finden wir, daß eine innige Verschmelzung der Cartilagines ductus nasopalatini mit anderen Knorpelmassen allerdings sehr häufig vorkommt, ja, unter den von Spurgat untersuchten Mammaliern finden wir sogar vier (Equus caballus, Sus scrofa, Cervus capreolus, Ovis aries), bei denen eine Verschmelzung stattgefunden hat, während nur bei zwei Säugerspezies (Bos taurus und Lepus timidus) die Cartilago ductus nasopalatini völlig isoliert geblieben ist. Aber in allen diesen Fällen tritt eine Verbindung ein, nur zwischen den Cartilagines ductus nasopalatini und den Cartilagines paraseptales, und niemals eine solche zwischen den Cartilagines ductus nasopalatini und dem Septum nasi, wie es bei den Sirenen nach der Auffassung Freunds der Fall sein müßte.

b) Der vordere Teil der Cartilago paraseptalis Freunds ist der Cartilago ductus nasopalatini gleichzusetzen.

Die Cartilago paraseptalis stellt, wie allgemein angenommen wird, den Rest des Bodens zwischen den Laminae transversales anterior und posterior her. Wie sie demnach ihr kaudales Ende in der Lamina transversalis posterior findet, muß sie ihr orales Ende logischerweise in der Lamina transversalis anterior finden.

Nun sahen wir bei Manatus, daß hier der Paraseptalknorpel tatsächlich in die zum Knorpelhöcker reduzierte Lamina transversalis anterior einlief, daß sich aber von ihm kurz vorher ein Knorpel abspaltete, der mit dem Processus incisivus weiter nach vorn und unten zog. Dieser vom eigentlichen Paraseptalknorpel abgespaltene Teil kann also nicht mehr als Paraseptalknorpel selbst aufgefaßt werden, sondern ist einer Cartilago ductus nasopalatini gleichzusetzen; zieht er doch auch tatsächlich in den Ductus incisivus hinein.

Dann muß aber auch der vordere Teil des Paraseptalknorpels bei Halicore einer Cartilago ductus nasopalatini gleichgesetzt werden. Bei Halicore war allerdings die richtige Erkenntnis dieser Verhältnisse für Freund durch zwei Umstände sehr erschwert; der eine liegt in der völligen Loslösung des Paraseptalknorpels von der Lamina transversalis anterior, der andere in der innigeren Verschmelzung der Cartilago paraseptalis mit der Cartilago ductus nasopalatini, so daß hier tatsächlich nur ein einziger langgestreckter Paraseptalknorpel zu existieren scheint.

Während ich nun aber für den ersten Teil meiner Anschauung (unter a) mit aller Entschiedenheit glaube eintreten zu können, möchte ich für den zweiten Teil (unter b) mir selbst eine gewisse Einschränkung auferlegen, um mich lieber dem Vorwurf allzu großer Vorsicht, als dem des Gegenteils auszusetzen. Denn die Frage, ob wir die vorderen Teile der Paraseptalknorpel als Cartilagines ductus nasopalatini bezeichnen dürfen, ließe sich mit Sicherheit erst entscheiden auf Grund einer exakten Definition des Begriffes „Cartilago ductus nasopalatini". Eine solche allgemein gültige, alle Komplikationen (Reduktion der Stensonschen Gänge; Verschmelzung mit anderen Knorpelteilen) berücksichtigende Definition läßt sich aber meines Erachtens aus der vorliegenden Literatur noch nicht gewinnen.

Sehr einfach ist die Frage ja zu entscheiden, wenn, wie bei Bos taurus und Lepus timidus, ein Knorpel vorhanden ist, der völlig isoliert von anderen Teilen in den Ductus incisivus hineinzieht. Dann können wir mit Sicherheit diesen Knorpel als Cartilago ductus nasopalatini ansprechen.

Nun kommt es aber in der Mehrzahl der Fälle zu einer mehr oder weniger vollkommenen Verschmelzung dieses Knorpels mit dem Paraseptalknorpel (bei Equus caballus, Sus scrofa, Cervus capreolus, Ovis aries von Spurgat, bei Vespertilio und Rhinolophus von Grosser beschrieben). Dadurch wird der Nasopalatinknorpel, rein morphologisch betrachtet, zu einem Fortsatz des Paraseptalknorpels, was bei starker Reduktion dazu führen kann, ihn auch nur noch als solchen aufzufassen, ihn seines selbständigen Charakters zu entkleiden und ihm infolgedessen auch nicht mehr den Namen einer Cartilago ductus nasopalatini zukommen zu lassen.

Es mußte also dem persönlichen Empfinden des Forschers anheimgestellt bleiben, wo er unter diesen Übergangsfällen die Grenze ziehen wollte, von der die Wahl der Bezeichnung ab-

hängt. So bezeichnet SPURGAT die fraglichen Knorpel in den oben angeführten Fällen, in denen eine Verbindung mit dem Paraseptalknorpel eingetreten ist, noch als Cartilagines ductus nasopalatini. Bei Cercopithecus sabaeus dagegen legt er einem Fortsatz, der vom Paraseptalknorpel schräg nach unten zieht, den Charakter und die Bezeichnung einer Cartilago ductus nasopalatini, die er nach meiner Auffassung auch hier noch verdient, nicht mehr bei, offenbar, weil ihm dieser Fortsatz als zu unbedeutend erschien, diesen Namen zu erhalten (vgl. p. 586, Taf. XXVI, Fig. 17). FISCHER dagegen urteilt über einen kleinen Fortsatz bei Talpa, der sich vom Paraseptalknorpel kurz vor seiner Ansatzstelle an das Septum abzweigt und schräg nach unten zieht: „dies ist der Rest der bei anderen Formen stärker entwickelten Cartilago ductus nasopalatini", und trifft damit in Auffassung wie Ausdrucksweise meiner Meinung nach das Richtige.

Besonders interessant für uns erscheint mir die Auffassung, die GROSSER bei der Beschreibung der Nasenknorpel zweier von ihm untersuchten Rhinolophusarten zum Ausdruck bringt (1902, p. 36). Er fand hier „für den STENSONschen Gang und das JACOBSONsche Organ nur einen einzigen langen Knorpel", der in seinem vorderen Teile den STENSONschen Gang umlagert, während er weiter hinten unmittelbar in den Knorpel des JACOBSONschen Organs übergeht. GROSSER bezeichnet nun das vordere Stück dieses einheitlichen Knorpels direkt als Cartilago ductus incisivi (= Cartilago ductus nasopalatini). Wir haben es also hier mit einem Falle zu tun, der sich mit den bei Halicore von FREUND gefundenen Verhältnissen genau deckt, und bei dem GROSSER eine Bezeichnung gewählt hat, die durchaus meiner Auffassung des Knorpels bei Halicore entspricht.

Wenn ich persönlich daher die Homologisierung: Vorderer Teil des Paraseptalknorpels bei Sirenen = Cartilago ductus nasopalatini vorziehe, so liegt es mir doch fern, die Bezeichnungsweise FREUNDs etwa als „falsch" hinstellen zu wollen, da es, wie bemerkt, hier in allzu hohem Maße auf die Auffassungsweise ankommt.

Betonen möchte ich nur, daß dadurch der zuerst durchgeführte Teil meiner Auffassung (unter a) nicht berührt wird und ich die Homologisierung von Processus incisivus und Cartilagines ductus nasopalatini aus den oben angeführten Gründen zurückweisen zu müssen glaube.

Die Auffassung, die sich FREUND über die basalen Knorpelteile der Nase bei Halicore gebildet hat, überträgt er logischer-

weise auf die in manchen Punkten ähnlich liegenden Verhältnisse bei Walen. Er deutet demnach die orale, stark ausgezogene und kräftig entwickelte Partie des Septum nasi der Zahn- und Bartenwale gleichfalls als verschmolzene und mit dem Septum verbundene Cartilagines ductus nasopalatini. KUEKENTHAL dagegen, dem wir eine eingehende Untersuchung der Cetaceennase verdanken, auf die sich auch FREUND, da ihm eigenes Untersuchungsmaterial nicht zur Verfügung stand, stützt, faßte diesen Knorpelteil als integrierenden Bestandteil des Septums selbst auf, und zwar als „basalen Teil der Nasenscheidewand, der bei dem sekundären Wachstum der vor der Nase liegenden Partien mit nach vorn gewachsen ist“. Da sich die oben gegen die FREUNDsche Auffassung angeführten Gründe Punkt für Punkt von den Sirenen auf die Wale übertragen lassen, kann und muß ich mich vollkommen auf den von KUEKENTHAL eingenommenen Standpunkt stellen, und ich meine, daß gerade die Abbildungen KUEKENTHALS (1893, Taf. XXI, XXII), die uns den Fortsatz als mächtige, aus dem Septum direkt hervorgehende Platte zeigen, in hohem Maße geeignet sind, die von FREUND gewollte Homologisierung Processus incisivus = Cartilagines ductus nasopalatini als nicht glücklich erscheinen zu lassen.

Literaturverzeichnis.

DECKER, F., Über den Primordialschädel einiger Säugetiere, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, 1883.

DILG, C., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und postembryonalen Entwicklung des Schädels von Manatus inunguis, Morph. Jahrb., Bd. XXXIX, 1909.

FISCHER, EUGEN, Das Primordialkranium von Talpa europaea. Anat. Hefte, Bd. XVII, 1901.

— Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels, Zeitschr. f. Morph. und Anthrop., Bd. V, Heft 3, 1903.

FREUND, L., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schädels von Halicore dugong, Jen. Denkschr., Bd. VII, 1908.

— Zur Morphologie des Nasenknorpels. Beiträge zur Anatomie, Physiologie, Pathologie und Therapie des Ohres, der Nase und des Halses von PASSOW und SCHAEFFER, Bd. IV, Heft 6, 1911.

GAUPP, E., Beiträge zur Morphologie des Schädels I. Primordialkranium und Kieferbogen von Rana fusca, Morph. Arbeiten, herausgegeben von G. SCHWALBE, Bd. II, 1893.

— Die Entwicklung des Kopfskelettes, HERTWIGS Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere, Bd. III, 2, 1905.

— Zur Entwicklungsgeschichte und vergl. Morph. des Schädels von Echidna aculeata, SEMONS Zool. Forschungsreisen, Bd. III (Jen. Denkschr., Bd. VI), 1908.

GROSSER, O., Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren, Morph. Jahrb., Bd. XXIX, 1902.

HERZFELD, P., Über das JACOBSONsche Organ des Menschen und der Säugetiere, Zool. Jahrb., Abteilung f. Anatomie und Ontogenie, Bd. III, 1889.

JACOBSON, L., Om Primordial-Craniet, 1842.

KALLIUS, E., Geruchs- und Geschmacksorgan, Handb. d. Anatomie d. Menschen, herausgegeben von K. v. BARDELEBEN, Bd. V, 1. Abt., 2. Teil.

KÜKENTHAL, W., Vergl. anatomische und entwicklungsgesch. Untersuchungen an Waltieren, Jen. Denkschr., Bd. III, 1893.

— Vergl. anatomische und entwicklungsgesch. Untersuchungen an Sirenen, Jen. Denkschr., Bd. VII, 1897.

MEAD, C. S., The Chondrocranium of an Embryo Pig, Sus scrofa, Amer. Journ. of Anat., Vol. IX, No. 2, 1909.

MIHALKOVICS, V. v., Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen, Handb. d. Laryng. und Rhinol, herausgegeben von P. HEYMANN, Bd. III, 1900.

— Nasenhöhle und JACOBSONsches Organ, Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XI, 1899.

MURIE, J., On the Form and Structure of the Manatee, Transactions of the Zool. Soc. of London, Bd. VIII, 1870.

NOORDENBOS, W., Über die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugetiere, Petrus Camper, Nederlandsche Beijdragen tot de Anatomie, 3e Deel., 1905.

OLMSTEAD, M., Das Primordialkranium eines Hundeembryo, Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XLIII, 1911.

PARKER, W. K., On the structure and development of the skull in the pig, Philosophical Transactions of the Royal Soc. of London, Bd. CLXIV, 1874.

— On the structure and development of the skull in the Mammalia, Ibid., Bd. CLXXVI, 1885.

PETER, K., Die Methoden der Rekonstruktion, Jena 1906.

SEYDEL, O., Über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna, Jen. Denkschr., Bd. VI, 1. Teil, 1899.

SPOENDLI, O., Über den Primordialschädel der Säugetiere und des Menschen, Zürich 1846.

SPURGAT, F., Beiträge zur vergl. Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Säugetiere, Morph. Arbeiten, herausgegeben von G. SCHWALBE, Bd. V, 1896.

STANNIUS, H., Beiträge zur Kenntnis der amerik. Manatis, Rostock, Rektoratsprogramm 1846.

VOIT, M., Das Primordialkranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen, Anatom. Hefte, 1. Abt., Heft 116 (Bd. XXXVIII, Heft 3), 1909.

WEBER, M., Die Säugetiere, Jena 1904.

Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken.

Von

Dr. **Willy Schmidt,** Frankfurt a. O.

Mit Tafel XXV und 19 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

Geschichtlicher Überblick.

In einem geschichtlichen Überblick über die Erforschung der Gastropodenstatocyste müßte man eigentlich die Namen aller derer nennen, die etwa seit dem Jahre 1840 genauere anatomische Untersuchungen über die Gastropoden angestellt haben. Doch seien hier nur diejenigen erwähnt, die Einzelstudien über die Statocysten getrieben und wesentlich zur Klärung ihres Baues und ihrer Funktion beigetragen haben.

Die erste Arbeit, welche sich mit der Statocyste der Gastropoden beschäftigt — gesehen hatte, das Organ Delle Chiaje (7) schon 1825 bei Pterotrachea — ist die von Eydoux und Souleyet (8) aus dem Jahre 1838, aus demselben Jahre, in dem auch Pouchet (30) das Organ zum ersten Male sah, doch nicht wußte, welche Bedeutung es hat. 1839 machte Krohn einige Mitteilungen über die Statocyste und zwar besonders über die Statocystenform und -lage. Zwar wurden unsere Kenntnisse dadurch wesentlich bereichert, doch noch im Jahre 1841 hielt van Beneden das Organ für ein besonderes Ganglion und Allmann (1) 1845 sogar für das Auge. In einer Arbeit von Siebolds finden wir das Organ zuerst im Jahre 1843 als ‚Gehörblase“ bei einer größeren Zahl von Schnecken behandelt. Die Resultate der weiteren Statocystenforschungen sind dann zerstreut in den verschiedensten anatomischen Abhandlungen zu finden.

Gegen Mitte des 19. Jahrhunderts wußte man über das Organ etwa folgendes: Es kommt wie bei anderen Mollusken so auch bei den Gastropoden vor, bei denen es immer aus einer Blase besteht, die eine innere epitheliale Wand und eine äußere Hülle besitzt. Die Zellen des inneren Epithels sind von verschiedenartiger Gestalt und tragen meist Wimperhaare. Die Blase ist von einer hellen Flüssigkeit erfüllt, durch die sie prall erhalten wird, und in der sich Otolithen befinden. Zur Blase führt ein Nerv, der bald lang ist, bald kurz. MOQUIN-TANDON (26) verwertete die bis dahin gewonnenen Erfahrungen in seinem Werke über die Mollusken Frankreichs, ging aber etwas irre, insofern als er die Befunde bei Pulmonaten auf Paludina übertrug und so die beiden Gehörblasen als Ringe auf die Pedalganglien von Paludina vivipara aufzeichnete, während sie ja in Wirklichkeit hier an einer ganz anderen Stelle liegen.

Umfassendere Untersuchungen stellten dann LEUCKART 1854 (20), 1855 GEGENBAUR (10), 1856 ADOLF SCHMIDT (34) an. Die beiden ersteren beschäftigten sich hauptsächlich mit der Klasse der Heteropoden, während ADOLF SCHMIDT sich mit Pulmonaten befaßte. Er teilte mit, daß an der Ohrblase noch ein besonderer „Gehörgang" vorhanden sei, der nach außen zur Haut führe. Da man einen solchen Gang bei den Cephalopoden kannte, war man geneigt, sich beide als ähnliche Bildungen vorzustellen. LEYDIG (21, 22) wollte nun durch eigene Untersuchungen sich von der Anwesenheit des Ohrkanals bei Gastropoden überzeugen, fand jedoch, daß kein Gehörgang nach außen führe, sondern daß ein kurzer Stiel den Ansatz ans Gehirn bezwecke. Trotzdem LEYDIG dies schon 1863 feststellte, fanden sich die Angaben ADOLF SCHMIDTS noch in einer Arbeit von BOLL (3) 1869 und in GEGENBAURS 1870 (9) vergleichender Anatomie. Die meisten Untersuchungen dieser Zeit erstreckten sich auf die Heteropoden, weil bei ihnen das Organ groß und der Körper des Tieres durchsichtig ist. Und alle Forscher wandten besonderes Interesse der Art der Innervierung des Organs zu. Bis 1860 glaubte man, die Ohrblase werde vom Pedalganglion innerviert, dem sie ja so eng anliege. Doch im Laufe der nächsten Zeit stellte sich heraus, daß die „Otocyste" vom Cerebralganglion aus innerviert werde, und zwar stellten MILNE EDWARDS (25), HUXLEY (12, 13), LEYDIG (24) u. a. es für die Heteropoden fest, de QUATREFAGES (31), ALLMANN (1), HANCOCK (11) und EMBLETON (11) für einige Opistobranchier.

Für die Prosobranchier und Pulmonaten blieb die alte Ansicht von der Innervierung der Otocyste durch das Pedalganglion bestehen, sodaß also bei einigen Ordnungen die Innervierung durch das Cerebral- bei anderen durch das Pedalganglion stattfinden sollte. Lacaze Duthiers, der zunächst auch annahm, daß die Otocyste der Pulmonaten vom Pedalganglion innerviert werde, stellte 1868 (12) neue Untersuchungen an und fand, daß die Otocysten in innigem Zusammenhang mit dem Cerebralganglion stehen.

Durch seine Mitteilungen angeregt, stellte Leydig (22) seinerseits neue Untersuchungen an bei einigen Pulmonaten und Prosobranchiern und sah die Angaben von Lacaze Duthiers bestätigt, 1871.

Die Lage der Otocyste war in der Hauptsache allgemein richtig bekannt, auch über ihre Größe wußte man schon vor Leydig Bescheid, wenn wir von einigen Abbildungen des französischen Forschers Moquin-Tandon (26) absehen, der in seiner Arbeit Zeichnungen liefert, die über die Größe des Organs irrige Vorstellungen erwecken. Die Histologie war um das Jahr 1870 bei den Heteropoden bedeutend genauer bekannt als bei den Pulmonaten und Prosobranchiern. Dort wußte man schon einiges über die Funktion des Organs, während man hier noch im Unklaren über die Struktur war. Auf die Untersuchungen Leydigs und Lacaze-Duthiers in diesem geschichtlichen Überblick genauer einzugehen, halte ich nicht für nötig, weil ich die Resultate ihrer Arbeiten an den betreffenden Stellen meiner Arbeit diskutieren werde. Mit Ausnahme einer Arbeit sind seit Leydig und Lacaze-Duthiers keine erwähnenswerten Arbeiten veröffentlicht worden, in denen Neues über die Statocysten geboten ist. Jene Arbeit ist die von Plate (30) über Janella. Er stellt zunächst die Größe des Organs genau fest, die Stärke des Epithels und macht dann wertvolle histologische Mitteilungen, die ich an den betreffenden Stellen meiner Arbeit diskutieren werde. Während über die Otocysten der Pulmonaten und Prosobranchier seit Leydig bis heute keine Spezialabhandlungen mehr erschienen sind, erfreute sich die Heteropoden-Statocystenforschung einer regen Förderung. 1875 beschäftigte sich Ranke (33) mit der „Otocyste“, doch weit wichtiger als seine Arbeit war die von Claus (4, 5), der die gefundenen Tatsachen sehr genau beschrieb und richtig zu würdigen verstand. Seine Abbildung der Heteropoden-Statocyste wurde als Beispiel für eine Mollusken-Statocyste in alle Lehrbücher

aufgenommen, und man glaubte, jetzt seien die Verhältnisse genau geklärt und deswegen eine weitere Untersuchung überflüssig. Erst über 20 Jahre später begann man wieder sich mit der Frage zu beschäftigen. DELAGE (6) war der erste, welcher die Lehre von den Otocysten als Gleichgewichtsorganen begründete, und andere Forscher bestätigten durch Versuche bei Arthropoden, Ctenophoren, Medusen und Cephalopoden diese Lehre. Mit Heteropoden (Pterotrachea) machte ILYIN (14) in dieser Richtung Versuche und fand, daß die Otocyste keine Beziehung zu Schallempfindungen hat und wahrscheinlich der Erhaltung des Gleichgewichtes dient, somit also als „Statocyste" zu bezeichnen wäre. Der neuesten Zeit gehört eine Arbeit an von SERGEI TSCHACHOTIN 1908 (38), die sehr exakte Mitteilungen über Bau und Funktion der Statocyste enthält, die besonders biologisch sehr interessant und bedeutungsvoll ist und in Hinsicht auf die Untersuchungsmethoden zur Feststellung der Funktion als Gleichgewichtsorgan wichtig ist.

Untersuchungsmethoden.

Die Statocyste und im Zusammenhang damit das Nervensystem aller genannten Tiere wurde sowohl in frischem Zustande wie nach vorangehender Behandlung mit Reagentien untersucht. Um das Gehör- bzw. statische Organ in möglichst frischem unverändertem Zustande zu bekommen, wurde jedes Tier, während es umherkroch, vorsichtig von seiner Unterlage emporgehoben und ihm dann mit einem schnellen Schnitt der Kopf mit dem Schlund vom Leibe getrennt. Bei Landformen trat dabei eine starke Schleimabsonderung ein, die besonders bei Arion empiricorum störend war und das Herauspräparieren des circumösophagealen Ganglienkomplexes erschwerte. Die Wasserformen Limnaea stagnalis, Planorbis corneus und Paludina vivipara machten in dieser Hinsicht weniger Schwierigkeiten. Dagegen ergaben sich für die Präparation bei Paludina andere Hindernisse, die schon vor mir verschiedene Autoren erwähnen. Die Tiere sind sehr vorsichtig und kommen, wenn sie einmal gestört worden sind, nur nach langer Zeit wieder aus ihrem Gehäuse heraus. Berührt man sie auch nur sehr wenig, so ziehen sie sich sofort zurück und verschließen die Öffnung der Schale mit ihrem Deckel. Kommen sie wirklich aus der Schale heraus, so erscheint wenig mehr als der Kopf, sodaß der

Ganglienschlundring noch innerhalb des Gehäuses liegt. Ich ging dann so vor, daß ich die Schale von der Mündung aus ziemlich weit abpräparierte und dann da, wo die Kiemen beginnen, mit der Schere den Kopf und Schlund von den noch in der Schale steckenden Resten trennte. — In allen Fällen ließ ich den abgeschnittenen Kopf mit dem Schlund sofort in eine 0,6prozentige physiologische Kochsalzlösung fallen, in der ich die Schnecke vom Rücken her öffnete, so daß der Ganglienschlundring sichtbar wurde, den ich durch Zerschneiden der Nerven freilegte. Derselbe wurde dann sofort in die Fixierungsflüssigkeit getan, in der er einige Stunden, je nach Vorschrift, verblieb. Von den beiden angewendeten Lösungen, der HERMANNschen und der ZENKERschen, lieferte die letztere klarere Bilder, sodaß ich ihr schließlich den Vorzug gab. — Die weitere Untersuchung erfolgte teils an Totalpräparaten, die durch Canadabalsam aufgehellt waren, teils auf Schnitten von 5—10 μ Dicke. Als Färbung wurde im letzteren Falle die Eisenhämatoxylinmethode in Kombination mit nachfolgender Eosinfärbung angewandt.

Totalpräparate von isolierten Statocysten stellte ich auf folgende Weise her: Aus dem circumösophagealen Ganglienkomplex löste ich die Pedalganglien mit den daraufliegenden Statocysten heraus und quetschte sie vorsichtig zwischen zwei Objektträgern. Dann kamen die Statocysten deutlicher zum Vorschein und es war nicht schwer, sie allerdings mit einem geringen Teil des umgebenden Bindegewebes von den Pedalganglien abzutrennen. Die Statocysten wurden dann mit ZENKERscher Lösung fixiert und mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, mit Alaunkarmin oder Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Von den drei Färbemethoden erwies sich die Heidenhainfärbung als die geeignetste. Erst die Bilder dieser Totalpräparate ermöglichten es, eine klare Vorstellung von den auf Schnitten gefundenen Tatsachen zu gewinnen.

Die in den Statocysten enthaltenen Statolithen auf Schnitten zu untersuchen, ist unmöglich, da durch die vorangehende lange Behandlung mit Fixierungs- und Färbeflüssigkeiten ihre anorganische Substanz aufgelöst, und die organische zum Schrumpfen gebracht wird. Ich untersuchte die Statolithen daher in ganz frischem Zustande im Blut der Schnecke oder an Glyzerinpräparaten. Die Pedalganglien quetschte ich vorsichtig zwischen zwei Objektträgern so lange, bis die Statocystenwand an einer Stelle platzte, und die Statolithen heraustraten und frei zu liegen kamen.

Nur ganz ausnahmsweise gaben einige gefärbte Totalpräparate gute Bilder der Steinchen.

Es lag nahe, die Statolithen auch auf ihre chemische Zusammensetzung und ihr optisches Verhalten hin zu untersuchen. Näheres darüber findet sich in dem betreffenden Abschnitt bei Helix pomatia.

I. Prosobranchiata.

An die Spitze der Untersuchung ist naturgemäß von unseren Süßwasserschnecken Paludina zu setzen, da diese Form als Prosobranchier zweifellos einen ursprünglicheren Typus als die Lungenschnecken repräsentiert. Wie die Organisation des ganzen Körpers, so nimmt auch der Aufbau der Statocyste gegenüber den Lungenschnecken, denen sämtliche übrigen untersuchten Formen angehören, eine Sonderstellung ein.

Paludina vivipara (Rossmässler).
(Lebendig gebärende Sumpfschnecke.)
Taf. XXV, Fig. 1–3.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Von den Schwierigkeiten, die gerade Paludina der Untersuchung entgegensetzt, war schon in dem Kapitel über die Untersuchungsmethoden die Rede. Die Verschiebungen der Ganglienkomplexe sind so bedeutend, ihre daraus sich ergebenden Gestaltsverhältnisse so mannigfach, daß man zuweilen glaubt, die Ganglienkomplexe verschiedener Schneckenformen vor sich zu haben.

Bei Paludina ist das Zentralnervensystem in Form eines Ringes um den Schlund gelagert, nur sind die einzelnen Ganglien weiter voneinander entfernt und deswegen durch längere Commissuren verbunden. Öffnet man die Schnecke vom Rücken her, so findet man zunächst dorsal vom Schlund gelegen den circumösophagealen Ganglienkomplex, bestehend aus zwei Cerebralganglien, die untereinander durch die Cerebralcommissur verbunden sind. Durch die von den Cerebralganglien auslaufenden zwei Cerebropedal- und zwei Cerebrovisceralcommissuren wird man weiter geführt zu den infraösophagealen Ganglien und zwar zunächst zu zwei Pedal- und zwei Pleuralganglien, von denen die ersteren tiefer und weiter nach vorn liegen, dann zu dem etwas über den Darm hinübergerückten rechten Parietal- oder Supra-

intestinalganglion und dem unter dem Darm hindurchgerückten linken Parietal- oder Subintestinalganglion und schließlich zu dem Visceralganglion. Erwähnt seien noch zwei Buccalganglien, die unterhalb des Darmes dem Pharynx aufliegen. — Die Cerebrovisceralconnektive kreuzen sich in ihrem Laufe, d. h. die Commissur, welche vom Visceralganglion über das Subintestinalganglion läuft, geht zum rechten Pleuralganglion, und die vom Visceralganglion über das Supraintestinalganglion laufende Commissur geht zum linken Pleuralganglion, so daß wir hier ein streptoneures Nervensystem haben.

Die Statocysten, von denen hier die Rede sein soll, liegen im Gegensatz zu ihrer Lage bei den Pulmonaten nicht fest auf den Pedalganglien, sondern sie finden sich frei in das Körpergewebe eingebettet. Man findet sie, indem man zunächst den unteren Schlundganglienkomplex aufsucht. Unter diesem läuft ein Blutgefäß für den Fuß, und geht man von diesem aus in gleicher Höhe nach rechts und links, so stößt man auf die Statocysten. Sie haben keinerlei Verbindungen mit einem infraösophagealen Ganglion, sondern sind nur mit den Cerebralganglien durch die Statocystennerven verbunden.

Deutlicher als bei irgendeiner anderen Schnecke kann man bei Paludina vivipara feststellen, daß die Form der Statocyste eine Kugel ist. Zwar wird diese Form durch das umgebende Bindegewebe etwas verschleiert, aber, da dieses Bindegewebe verhältnismäßig locker ist, läßt es die Kugelform durchscheinen, die zudem an Totalpräparaten und Schnitten deutlich hervortritt. Auch schon bei Embryonen ist die Gestalt der Statocyste eine Kugel. Hier löst sie sich ungemein leicht aus dem schützenden Bindegewebe heraus.

Die Statocysten von Paludina sind verhältnismäßig groß und deswegen schon mit bloßem Auge leicht zu sehen. Ich stellte fest, daß sie bei erwachsenen Individuen einen Durchmesser von 400—450 μ = 0,40—0,45 mm und nicht, wie LEYDIG angibt, $^1/_4'''$ = 0,250 mm haben, doch schwankt der Wert natürlich etwas nach dem Alter der Tiere, wenn auch nicht viel.

2. Histologischer Aufbau der Statocyste.

Für das Studium histologischer Einzelheiten genügen Totalpräparate nicht, und deswegen nahm ich Schnittserien zu Hilfe, die aber auch nur zusammen mit ersteren ein klares Bild der Statocyste ergeben. Man erkennt sofort an jedem Schnitt, daß

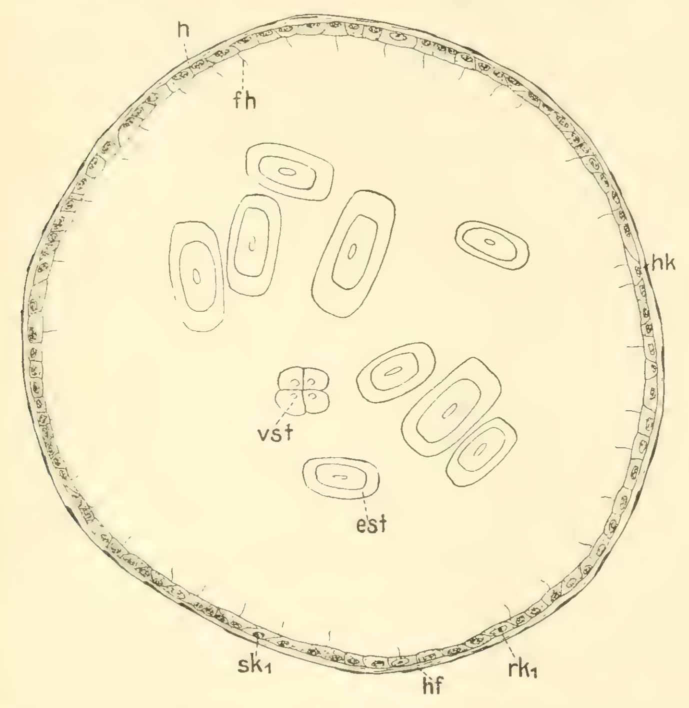
eine eigentliche Statocystenwand vorhanden ist, die außen von einer Hülle umgeben ist.

Zunächst will ich die eigentliche Statocystenwand beschreiben, deren Zellen die Träger der Sinnesempfindung sind. Im normalen Zustand besitzt die Wand an allen Stellen die gleiche Stärke von 6—8 μ. Von einer wulstig verdickten Stelle im Epithel, wie sie LEYDIG bei einigen Schnecken angibt, habe ich bei Paludina wie bei den Pulmonaten, ausgenommen Limnaea stagnalis, nichts bemerken können. In ihrem feineren histologischen Bau weicht die Statocyste wesentlich von den später behandelten Formen ab. Insgesamt lassen sich in der Statocystenwand zwei Arten von Zellen unterscheiden, für die sich schwer ein die Zellen gut charakterisierender Name finden läßt. Von diesen beiden Zellformen entspricht die eine den Riesenzellen, die andere den Syncytialzellen der später beschriebenen Schnecken-Statocysten. Die zwei Zellformen bilden ein Pflasterepithel, ihre Elemente sind ungefähr gleich groß und besitzen im allgemeinen die gleiche Gestalt.

Kommen wir zunächst zu den Zellen, die ich in Vergleich stelle mit den Riesenzellen, die wir bei allen untersuchten Pulmonaten finden werden. Sie liegen zerstreut ohne eine bestimmte Anordnung oder Lagebeziehung in der Statocystenwand, unterscheiden sich in ihrer Form und Größe nicht allzusehr von der zweiten Zellform. Sie sind bald mehr rund, bald mehr polygonal. Ihr Zellplasma enthält Körnchen, die sich leicht färben und an Chromatinkörnchen erinnern, außerdem Vakuolen in manchmal großer Zahl (Taf. XXV, Fig. 1 *v* und 3 *v*). Der Kern (Textfig. 1 rk_1), der keine bestimmte Lage im Zellplasma einnimmt, zeigt stets einen regelmäßigen, bald kreisförmigen, bald ellipsoiden Umriss und ist seitlich zusammengedrückt, so daß er linsenförmige Gestalt hat und auf Schnitten, wie Taf. XXV, Fig. 3 rk_1 zeigt, meist einen spindelförmigen Umriß aufweist. Das Kernplasma enthält zahlreiche leicht färbbare Chromatinkörnchen, zudem findet man in ihm immer ein Kernkörperchen, und in der linsenförmigen Form wie in dem Besitz des Kernkörperchens erinnern die Kerne dieser Zellen an die der Riesenzellen der Pulmonaten.

Die zweite Zellform, die ich, wie schon gesagt, in Parallele zu den Syncytialzellen setze, gleicht in Gestalt und Größe den eben beschriebenen Zellen, auch enthält das Plasma die bei allen beobachteten Formen vorkommenden leicht färbbaren Körnchen. Wie jene den Riesenzellen vergleichbaren Zellen haben sie in

ihrem Innern zahlreiche kleine Vakuolen (Taf. XXV, Fig. 3 *v*) von kugelförmiger Gestalt, dagegen sind im Gegensatz zu jenen Zellen ihre meist der äußeren Peripherie der Statocystenwand anliegenden Kerne unregelmäßig gestaltet, bald groß, bald klein, stärker mit Chromatinkörnchen erfüllt und ohne Kernkörperchen Taf. XXV, Fig. 3 sk_1). Die Gesamtheit der eben beschriebenen Zellen kann man mit den Syncytien der Pulmonaten in Vergleich stellen, weil wie dort die Syncytien so hier diese Zellen den Hauptteil der Wand



Textfig. 1. *fh* Flimmerhärchen; *h* Hülle; *hk* Hüllkern; *hf* Hüllfaser; rk_1 den Riesenzellen analoge Zellen; sk_1 den Syncytialzellen analoge Zellen; *est* Einzelstatolith, *vst* Viellingsstatolith. 300 : 1.

bilden, und weil wie dort die Syncytialkerne um die Riesenkerne so hier ihre Kerne sich um die den Riesenkernen vergleichbaren Kerne lagern.

Quetscht man die lebendfrische Statocyste eines Embryos oder jungen Tieres, so erkennt man gut eine flimmernde Bewegung der Statolithen, die bei älteren Tieren in der Lebhaftigkeit sehr nachläßt. Die Ursache dieser Flimmerbewegung, die durch geringe chemische oder physikalische Einflüße sofort zum Verschwinden gebracht werden kann, ist eine innere Flimmeraus-

kleidung der Epithelwand, was jedoch nur an gefärbten Schnitten und bei starker Vergrößerung nachweisbar ist. Man sieht dann, daß viele Zellen Flimmerhärchen tragen, die etwa 8 μ lang sind (vgl. Textfig. 1 und Taf. XXV, Fig. 3 *fh*), somit der Stärke von Wand und Hülle entsprechen. Soweit es sich erkennen läßt, sind alle Härchen gleichmäßig lang und dünn und voneinander etwa um das zwei- bis vierfache ihrer Länge entfernt, so daß kleinere Statolithen der Statocystenwand aufliegen können, ohne die Härchen zu berühren, was bei den Pulmonaten, wie wir sehen werden, nicht möglich ist. Den Härchen kommt wahrscheinlich die Funktion der Sinnesübertragung zu, indem sie den von den Statolithen auf sie ausgeübten Druck den Sinneszellen selbst übermitteln.

Wir kommen nun zu der äußeren Hülle. Zunächst vermutete ich, daß die oben beschriebene Statocystenwand, die doch sehr fein und empfindlich ist, bei Paludina von einer stärkeren Hülle umgeben wäre als bei den Pulmonaten, liegt die Statocyste doch hier nicht dem Pedalganglion auf, sondern frei abseits des Nervensystems.

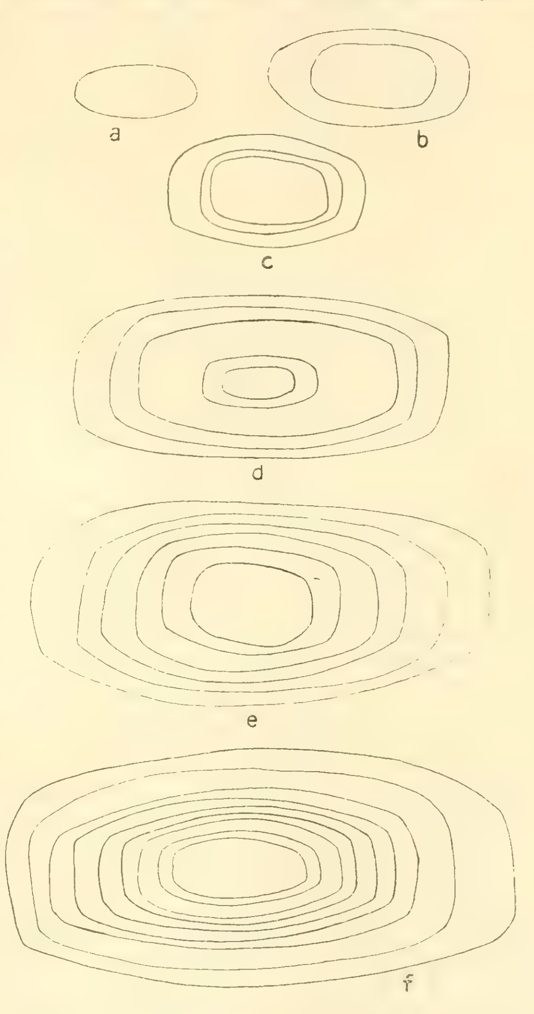
Doch fand ich meine Vermutung nicht bestätigt, sondern konnte eher das Gegenteil bemerken. Die äußere Hülle ist bei Paludina zarter als bei den Pulmonaten und nur 2—3 μ dick. (Textfig. 1 *h* und Taf. XXV, Fig. 3 *h*). Sie ist bindegewebiger Natur und lagert sich eng an die Epithelwand an, so daß es besonders bei älteren Tieren nicht leicht ist, das Bindegewebe zu entfernen, ohne die Wand zu verletzen. Ihre stark in die Länge gezogenen zarten Fasern (Textfig. 1 *hf* und Taf. XXV, Fig. 3 *hf*) schmiegen sich gleichmäßig der Wölbung der Statocystenwand an. Der bedeutenden Streckung der Bindegewebsfasern folgen auch die Kerne, die zum größten Teil an der äußeren Peripherie der Hülle liegen und so stark in die Länge gedehnt sind, daß man oft den Eindruck hat, als ob es stark gefärbte Fasern wären (Textfig. 1 *hk* und Taf. XXV, Fig. 3 *hk*). Unregelmäßig in der Hülle und in dem unmittelbar daran anschließenden Bindegewebe zerstreut sind endlich noch rundliche Pigmentkörnchen (Taf. XXV, Fig. 3 *p*).

3. Statolithen.

Im Innern der Statocyste läßt sich schon bei schwacher Vergrößerung eine große Zahl kleiner Körperchen festellen, die sog. Statolithen.

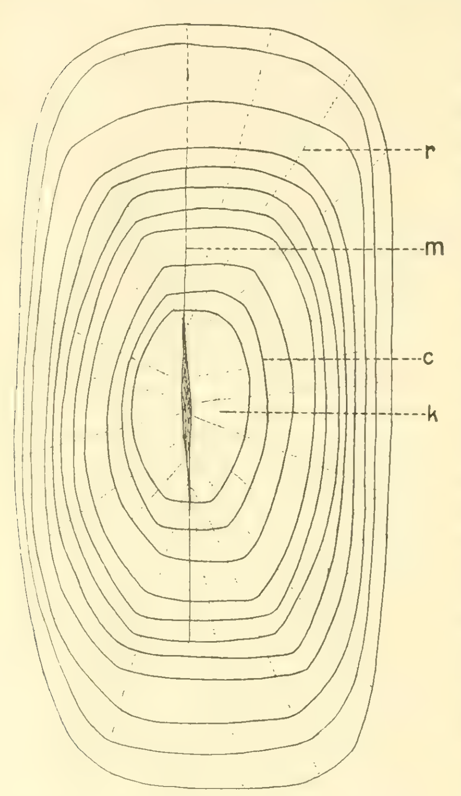
Lage, Zahl und Größe derselben schwankt nach den verschiedenen Altersstadien der betreffenden Schnecken.

Was zunächst die Lagerung anbetrifft, so liegen die Steinchen bei jungen Paludinen locker, meist ganz frei in der Statocyste, während sie bei älteren Tieren zu kompakten Massen zusammengehäuft sind. Es finden sich in jedem ausgewachsenen Bläschen durchschnittlich 200 Statolithen. Embryonen und jüngere Tiere haben je nach ihrem Alter weniger. So fand ich ganz junge Statocysten, die noch gar keine Statolithen enthielten, andere, die 3, 10, 20 und mehr aufwiesen. Bei so geringer Anzahl sind sie leicht zu zählen. Bei alten Paludinen muß man die Bläschenwand durch vorsichtigen Druck zum Bersten bringen und die Steinchen herausquellen lassen, um ihre Zahl einigermaßen genau festzustellen. Aufgefallen ist mir in mehreren Fällen, daß manche Tiere in der einen Statocyste schon 20—30 Statolithen haben, während in der anderen noch kein einziger Statolith zu sehen ist, daß also die Abscheidung der Statolithen so ungleichmäßig stattfinden kann.



Textfig. 2. Statolithenentwicklung. 712:1. *a* Statolithenkern; *b* zweischichtiger Statolith; *c* dreischichtiger; *d* (vier-) fünfschichtiger; *e* sechsschichtiger; *f* neunschichtiger Statolith.

Die Größe der Statolithen unterliegt bedeutenden Schwankungen, doch ist sie unter allen Umständen auffällig bedeutend gegenüber den Pulmonaten. Die größten Statolithen erreichen eine Länge von etwa 100—120 μ und eine Breite von 45—50 μ, und zwar fanden sich so große Steinchen schon bei Embryonen vor. Die kleinsten Statolithen sind etwa 100 mal kleiner als die größten, und zwischen diesen kommen alle Größenstufen vor. Bei ausgewachsenen Paludinen finden wir neben kleineren etwa 30—40 große Statolithen. Die verschiedenen Größen sind wohl als Entwicklungsstufen aufzufassen.



Textfig. 3. Einzelstatolith. 1012:1. *c* konzentrische Schale; *k* Statolithenkern; *m* mediane Längslinie; *r* radiäre Streifung.

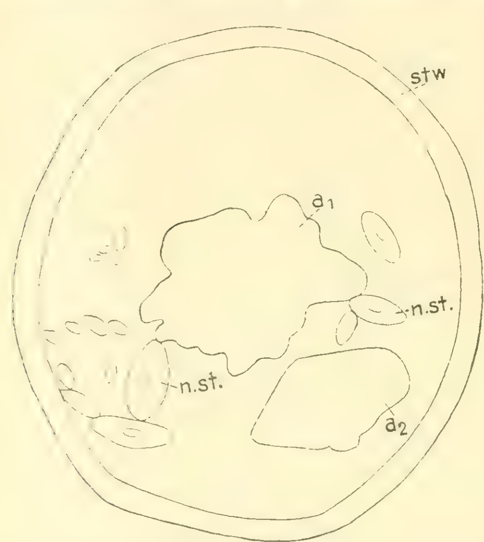
Auch die Form der Statolithen ist verschieden, vor allem nach dem Alter der Tiere, doch wechselt sie auch bei demselben Individuum. Stets sind die Statolithen flach zusammengedrückt, bei Embryonen von ellipsenförmigem, an beiden Polen zugespitztem Umriß, bei erwachsenen Paludinen länglich ellipsoid und an den Polen stark abgeplattet (Textfig. 2).

Wendet man starke Vergrößerung an, so ist sehr deutlich ein konzentrisch schaliger Aufbau der Statolithen zu bemerken. Paludina weist bis zu 10 solcher deutlich sichtbarer Schalen auf (Textfig. 3). Daneben kommen aber noch Schichten vor, die man mehr ahnt als sieht. Auf den Abbildungen habe ich nur die schärfer hervortretenden Schichten gezeichnet, weil beim Zeichnen die feinen Schichten immer noch zu stark erscheinen würden. Entsprechend der länglichen Form der Statolithen sind die einzelnen Schichten an den Polen breiter als an den Seitenteilen.

— Es lassen sich nun Statolithen mit 1, 2, 3 bis 10 der beschriebenen konzentrischen Streifen nachweisen, und daraus darf man wohl schließen, daß diese verschiedenen Zustände eine Entwicklungsreihe der Statolithen repräsentieren, indem sich um einen innersten Kern, der bald größer bald kleiner erscheint, von Zeit zu Zeit eine neue Schicht herumlagert, daß also bisweilen ein kleiner Stillstand im Wachstum eintritt, nach dem die Entwicklung weitergeht, zumal die kleinsten Statolithen stets auch die wenigsten Streifen zeigen. Textfig. 2*a* stellt einen Statolithen dar, der dem erwähnten innersten Kern entsprechen würde, und der eine Länge von 23 μ und eine Breite von 10 μ besitzt. Textfig. 2*b* zeigt einen Statolithen, bei dem sich um den innersten Kern schon eine zweite Schicht konzentrisch herumgelagert hat, sodaß er auf eine Länge von 38 μ und eine Breite von 19 μ herangewachsen ist. In Textfig. 2*c* ist ein Statolith mit einer dritten angelagerten Schicht abgebildet, der eine Länge von 40 μ und eine Breite von 22 μ besitzt Der Statolith von Textfig. 2*d* zeigt fünf konzentrische Schalen, ist 70 μ lang und 30 μ breit, der von Textfig. 2*e* besteht aus sechs Schalen und hat eine Länge von 87 μ und eine Breite von 39 μ, der von Textfig. 2*f* endlich weist neun Schichten auf. Es sind nicht alle innersten Kerne so groß wie der in Fig. 2*a* beschriebene, sondern bald größer, bald kleiner, und auch die übrigen Maße in der Entwicklungsreihe wechseln. — Die mediane Sagittalebene wird von einer Linie durchzogen, deren Entstehung und Bedeutung mir unklar blieb. Sie ist so zart angedeutet, daß sie auf Zeichnungen zu dick erscheint. Am besten sieht man sie bei ihrem Verlauf durch den Kern; nach den Seiten zu nimmt sie an Deutlichkeit ab. Vielleicht ist diese Linie eine etwas stärker ausgeprägte Radialfaser, da neben der beschriebenen bei allen untersuchten Formen vorhandenen konzentrisch schaligen Struktur noch eine zweite radialfaserige von zartester Ausbildung vorhanden ist. Dieselbe strahlt nicht von einem Punkte aus, sondern von einem kurzen mittleren Stück der erwähnten Längslinie, soweit sie etwa durch den Kern läuft. Textfig. 3 zeigt einen Statolithen bei starker Vergrößerung, der 11 deutlich sichtbare und zwischen diesen noch mehrere weniger deutliche konzentrische Schalen und außerdem die Längslinie und die von ihrem mittleren Teile ausstrahlende Radialfaserung erkennen läßt.

Bisher war nur die Rede von Statolithen, die einen Kern haben, um den sich die Schalen herumlagern — sie mögen als

Einzelstatolithen bezeichnet werden. Doch sind neben diesen solche vorhanden, die aus zwei, drei oder vier Einzelstatolithen zusammengesetzt erscheinen. Der Umriß z. B. eines vierteiligen Statolithen ist ein Quadrat mit abgerundeten Ecken und mit in der Mitte eingeschnürten Seitenteilen. Der Kern der einzelnen Teilstatolithen ist dem gemeinsamen Zentrum näher gerückt, der schalige und radialfaserige Aufbau ist aber bei jedem einzelnen von ihnen vorhanden (Textfig. 1 *vst*). Diese aus mehreren Einzelstatolithen bestehenden Statolithen werden wir bei allen übrigen untersuchten Formen wiederfinden. Neben diesen mehr oder weniger regelmäßigen Statolithen fand ich bei einem Embryo im Innern der Statocyste zwei merkwürdige Gebilde, nämlich lichtbrechende Körper aus der gleichen Substanz wie die Statolithen, von denen einer (Textfig. 4a_2) einen annähernd fünfeckigen, der andere (Textfig. 4a_1) einen unbestimmbaren Umriß mit vielen knollenähnlichen Vorsprüngen hatte.



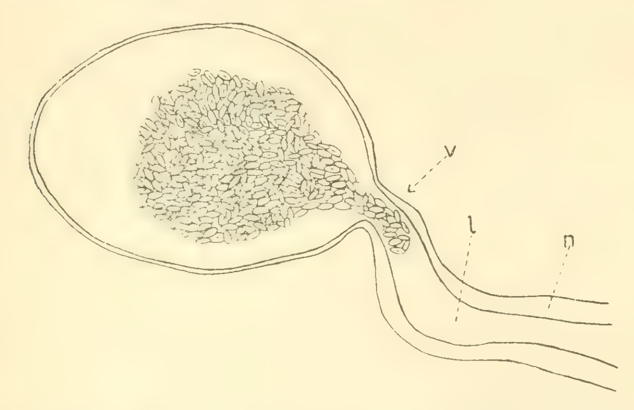
Textfig. 4. Inhalt der Statocyste eines jüngeren Tieres. 375:1. a_1 und a_2 anormale Statolithenbildung; *nst* normale Statolithen; *stw* Statocystenwand.

Sie waren etwa 20 bis 50 mal größer als die neben ihnen in derselben Blase liegenden Statolithen. Welche Bedeutung diesen Gebilden zukommt, läßt sich schwer sagen. Da ich sie nur einmal bei der großen Zahl der untersuchten Embryonen und älteren Tiere fand, darf man wohl annehmen, daß wir es hier mit etwas Anormalem zu tun haben, daß etwa aus einer der Statolithenbildung dienenden Flüssigkeit nicht normale Statolithen, sondern diese unregelmäßigen einem Haufen verschmolzener Statolithen gleichenden Körper auskristallisiert sind.

4. Statocystennerv (Textfig. 5).

Der Statocystennerv zeigt bei Paludina vivipara ähnlichen Bau wie bei den Pulmonaten. In seinem allgemeinen Verlauf

ist er am besten an ungefärbten Totalpräparaten zu sehen, weil er an gefärbten Präparaten durch das sich stärker färbende umliegende Gewebe leicht verdeckt wird. Der Nerv kommt vom Cerebralganglion und läuft in gleichmäßiger Stärke bis dicht vor die Statocyste, dann verengert er sich etwas und mündet ein wenig trichterförmig erweitert in die Statocyste. Kurz vor der verengten Stelle macht er einen schwachen Knick. Daß der Nerv hohl ist, wie ihn schon LEYDIG angibt, läßt sich bei jungen und alten, besser bei jungen Paludinen feststellen, denn es gelingt hier leicht, durch Drücken der Statocyste zwischen zwei Objektträgern eine große Zahl der Statolithen in den Nerv zu pressen und darin zum Fortgleiten zu bringen (Textfig. 5).



Textfig. 5. Statocystennerv von Paludina vivipara nach einem lebenden Quetschpräparat. 300 : 1. *l* Lumen des Nerven; *n* Nerv; *v* verengte Stelle des Nerven.

Der Nerv setzt sich aus zahllosen sehr feinen, in der Richtung des Gesamtnerven verlaufenden Nervenfasern zusammen, die sich bei der Einmündung des Nerven in die Statocyste nach allen Seiten ausbreiten und die Zellen der Statocyste innervieren. Zwischen den sehr eng zusammenliegenden Nervenfasern lagern die Kerne des Nerven und zwar besonders zahlreich an der Mündung in die Statocyste. Sie haben die Größe der Statocystenzellenkerne, sind wie diese unregelmäßig gestaltet, von vielen feinen Chromatinkörnchen erfüllt, haben aber kein Kernkörperchen, soweit sich das erkennen ließ.

Auf Schnitten, welche die Statocysten von Paludina vivipara tangential treffen, bemerkt man deutlich, daß sich auf der bindegewebigen Hülle des Bläschens ein feines Geflecht zarter Muskelfasern ausbreitet, die im umliegenden Bindegewebe ihren

Ursprung haben. Tafel XXV, Fig. 2 gibt das Bild eines solchen Schnittes. Man erkennt daran zwei stärkere Muskelfasern, die sich nach mehreren Seiten in dünnere Fasern verzweigen und die Statocystenoberfläche überspannen. Von Kernen habe ich zwischen den Muskelfibrillen nichts entdecken können. Vermutlich dienen die Muskeln dazu, die Spannung der Statocystenoberfläche regulieren zu helfen.

II. Pulmonata.

Die nun folgenden Pulmonatenformen zeigen in ihrer Gesamtheit untereinander große Ähnlichkeit, weichen dagegen von der eben beschriebenen Form aus der Ordnung der Prosobranchier so sehr ab, daß man sie alle zusammen der Gattung Paludina gegenüberstellen kann. Doch will ich der Übersichtlichkeit wegen die beiden Hauptgruppen der Pulmonaten, die Basommatophoren und die Stylommatophoren, getrennt behandeln, zumal zwischen den beiden kleine Unterschiede im Bau der Statocyste immerhin zum Ausdruck gelangen.

A. Basommatophoren.

Zur Untersuchung der Statocystenverhältnisse bei den Basommatophoren wählte ich zwei in der Umgebung von Jena häufig vorkommende Gattungen, Limnaea und Planorbis.

1. Limnaea stagnalis (Linné).
(Spitzhorn-Schlammschnecke)
Taf. XXV, Fig. 4 und 5.

2. Planorbis corneus (Linné).
(Große Tellerschnecke, Posthörnchen)
Taf. XXV, Fig. 6—9.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Die Ganglienmassen des Schlundringes sind bei Limnaea zu einem kompakten Ring zusammengerückt, der den Schlund eng umschließt. An supraösophagealen Ganglien haben wir hier zwei Cerebralganglien, die untereinander durch die Cerebralcommissur, mit den unter dem Pharynx unterhalb der Austrittsstelle des Ösophagus liegenden Buccalganglien und mit den ventral vom Schlund gelegenen Pedal- und Visceralganglien durch je ein Commissurenpaar verbunden sind. Von infraösophagealen Ganglien

können wir drei Gruppen unterscheiden, die Gruppe der Visceral- die der Pleural- und die der Pedalganglien. — Zu den Visceralganglien gehören ein linkes und ein rechtes Parietalganglion und ein in der Mitte und etwas tiefer gelegenes eigentliches Visceralganglion. — Vor beiden Parietalganglien, ungefähr in derselben Ebene wie diese, liegen die beiden Pleuralganglien und vor diesen, aber etwas tiefer und in einer flachen Vertiefung der Sohle des Tieres die Pedalganglien.

Diesem Schlundring liegen die Statocysten auf und zwar den ellipsoidförmigen, doch nicht immer symmetrischen Pedalganglien an der den Visceralganglien zugelegenen Seite, in der Mitte des oberen Kreisbogenviertels.

Im wesentlichen haben wir bei Planorbis dieselben Verhältnisse in der Lagerung und Verteilung der Ganglien wie bei Limnaea, nur sind die circumösophagealen Ganglien bei Planorbis noch enger aneinander gelagert als bei Limnaea, oft so nahe, daß sie sich berühren, so daß die Beziehungen zwischen den einzelnen Ganglien schwer auseinander zu halten sind, zumal überall ein mächtig entwickeltes Bindegewebe auftritt. Betrachtet man den Schlundring von der Seite, so sieht man, daß Pedal-, Cerebral- und Pleuralganglien ein Dreieck einschließen. Die Statocysten liegen an der Dreiecksseite, die durch das Pedalganglion gegeben ist, und zwar ungefähr auf der Mitte der so umschriebenen Fläche.

Die Statocyste hat bei Limnaea und Planorbis mit dem Pedalganglion nur einen rein äußeren lokalen Zusammenhang, d. h. sie ist mit ihm nur durch Bindegewebe verbunden und wird nicht vom Pedalganglion, sondern vom Cerebralganglion innerviert, was ich bei Beschreibung des Statocystennerven näher ausführen werde.

Die äußere Form der Statocyste ist bei Limnaea und Planorbis die einer Kugel. Leydig bildet sie ellipsoidförmig ab oder auch linsenförmig in Form zweier mit den Rändern aufeinandergelegter Uhrglasschalen. Diese Bilder entsprechen den Tatsachen nicht. Sie beruhen auf Täuschungen, hervorgerufen dadurch, daß man von der in einer Einbuchtung der Pedalganglien gelegenen Statocyste nur den daraus hervorsehenden Teil für das Ganze genommen hat. Schnittbilder lassen mit Sicherheit die Kugelform feststellen. Wenn hier ellipsoidförmig gestaltete Statocysten auftreten, so beruht dies darauf, daß das zarte Organ, trotzdem das Bindegewebe eine schützende Hülle bildet, durch einen geringen Druck oder Zug verletzt wurde. Und es weisen

dann Risse und Brüche in der Wandung darauf hin, daß hier ein künstliches Produkt vorliegt.

Die Größe der Statocyste ist geringen Schwankungen ausgesetzt, wenn man jüngere und ältere Tiere beobachtet. Sie beträgt bei Limnaea etwa 0,130 mm = 130 μ, bei Planorbis 0,110 mm = 110 μ, so daß man sie bei genauem Zusehen mit bloßem Auge als winzig kleine weiße Pünktchen auf den Pedalganglien liegen sehen kann. Bei Quetschung des Pedalganglions zwischen zwei Objektträgern werden sie noch deutlicher sichtbar. Es sind besonders die in der Statocyste befindlichen zahlreichen lichtbrechenden Statolithen, welche die Statocyste sichtbar machen. Ohne dieselben würden sie, die nur etwa den dritten Teil der Größe bei Paludina erreichen, kaum mit bloßem Auge wahrnehmbar sein.

2. Histologischer Aufbau der Statocyste.

Wie bei der vorher behandelten Paludina vivipara ist bei Limnaea und Planorbis in der gesamten Bläschenwand eine Scheidung in eine innere Epithellage, die eigentliche Statocystenwand, und eine äußere Hülle festzustellen. Die innere Epithelwand hebt sich nach außen und innen deutlich ab, ist, solange die Statocyste unverletzt ist, gleichmäßig gerundet und zeigt keinerlei Faltungen.

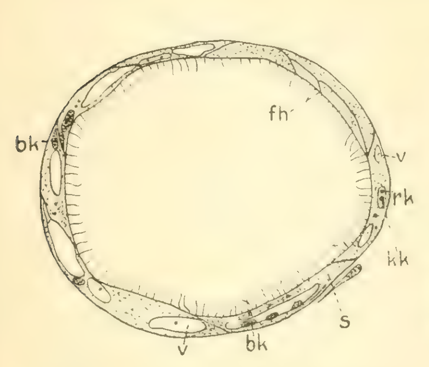
Die Wand ist bei Limnaea nicht überall gleichmäßig dick. Schon Leydig beschreibt bei einigen von ihm untersuchten Formen eine wulstig verdickte Stelle im Epithel, und in der Tat weist die Statocystenwand von Limnaea derartige Stellen auf. Sie erscheinen stark blasig aufgetrieben und finden sich an verschiedenen Bezirken, also keineswegs immer und nur dem Nerveneintritt gegenüber, wie Leydig angibt. Diese Verdickungen stehen im Zusammenhang mit noch zu beschreibenden eigenartigen blasigen Zellelementen (Textfig. 6 und 7 *v*). Da diese bei Planorbis stark zurücktreten, erklärt sich wohl daraus das Fehlen der wulstigen Epithelverdickungen.

Insgesamt lassen sich in der Epithelwand drei Arten von Zellen unterscheiden: Riesenzellen, Syncytialzellen und Blasenzellen.

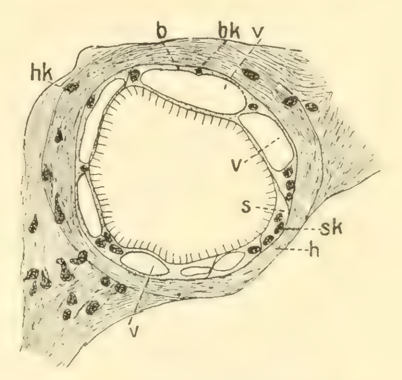
Die Riesenzellen sind außerordentlich umfangreich und gemäß der dünnen Statocystenwand stark abgeflacht. An ihren Rändern laufen sie in pseudopodienartige Fortsätze aus, wie sich namentlich an Flächenschnitten der Statocystenwand schön erkennen läßt. Von ihnen sind bei Planorbis in jeder Statocyste etwa 10—12

vorhanden, die zerstreut in der Wandung liegen. Das Plasma ist bei beiden Formen von feinen dunkel färbbaren Körnchen erfüllt.

Der Kern hält sich meistens von der inneren und äußeren Peripherie der Epithelwand gleichweit entfernt, ist linsenförmig, im Flächenschnitt kreisrund (Taf. XXV, Fig. 4 *rk*), im senkrecht darauf stehenden Schnitt spindel- bis ellipsenförmig (Textfig. 6 *rk* und Textfig. 8 rk_1). Dagegen ist das Kernkörperchen nicht, wie Leydig angibt, spindelförmig, sondern immer kugelrund. Mit Zenkerscher Lösung bekam ich hierbei dieselben Bilder wie mit Hermannscher Lösung, so daß der Unterschied zwischen Leydigs und meiner Beobachtung nicht an der verschiedenen Fixierung liegen kann.



Textfig. 6 Schnitt durch die Statocyste von Limnaea stagnalis Linné. 300 : 1. *fh* Flimmerhärchen; *bk* Blasenzellkern; *kk* Kernkörperchen; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzelle; *v* Vakuole.



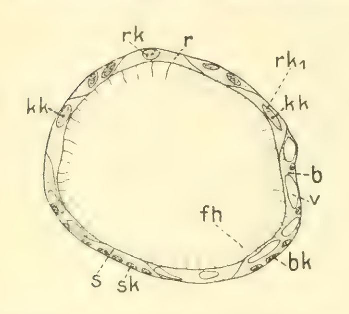
Textfig. 7. Schnitt durch die Statocyste von Limnaea stagnalis. 300 : 1. (Blasenzellen.) *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *h* Hülle; *hk* Hüllkern; *s* Syncytialzelle; *sk* Syncytialzellkern; *v* Vakuolen.

Bisweilen sieht man bei Limnaea im Plasma der großen Zellen um den Kern herum eine Verdichtung der stark färbbaren, chromatinartigen Körnchen (Tafel XXV, Fig. 4).

Von den eben beschriebenen Zellen hebt sich bei Limnaea und Planorbis eine zweite Zellform deutlich ab, die wir als Syncytialzellen bezeichnen wollen. Es sind das kleinere Zellen, die sich unter Auflösung ihrer einzelnen Zellwände zu einem Verbande zusammengeschlossen haben. Die Kernzahl ist dabei nicht vermindert worden, so daß das Syncytium aussieht wie eine große Zelle mit vielen kleinen Kernen (Taf. XXV, Fig. 4, 6, 7, 8). Das Syncytienplasma ist mit feinen stark färbbaren Körnchen erfüllt, die aber feiner sind als in den Riesenzellen. In der Lage

der Syncytienkerne besteht nur insofern eine Regel, als sie fast ausnahmslos der äußeren Peripherie der Epithelwand anliegen, im übrigen aber bald enger zusammen, bald weiter auseinander lagern. Ihre Gestalt wechselt und ist meist unregelmäßig eiförmig, ihre Größe schwankt zwischen dem 10. und 15. Teil der Riesenzellenkerne. Im Kernplasma finden wir die Chromatinkörnchen stark gehäuft, aber kein Kernkörperchen.

Neben diesen beiden Zellelementen kommt nun noch eine dritte Form vor, die „Blasenzellen". Sie treten bei Limnaea stagnalis mit einer außerordentlichen Deutlichkeit hervor (Textfig. 7), während sie bei Planorbis nur wenig auffallen (Textfig. 8). Die Blasenzellen unterscheiden sich von den beschriebenen Zellformen besonders dadurch, daß ihr Plasma von Vakuolen, oft von 3—4 zugleich erfüllt ist, wodurch die Zellwand bei der genannten Form stellenweise stark aufgetrieben erscheint. Daher rührt es, daß die Statocystenwand bei Limnaea unregelmäßig verdickt ist, und einer solchen Vakuole verdankt auch wohl die wulstige Verdickung, von der Leydig schreibt, ihr Dasein. Die Größe der Vakuolen in den Blasenzellen schwankt besonders bei Limnaea sehr. Welches die Beschaffenheit der in den Vakuolen enthaltenen Flüssigkeit ist, und welchen besonderen Zwecken sie dient, habe ich nicht beobachten können. Vermutlich spielen sie bei der Ausscheidung der Statolithensubstanz, aus der die Statolithen auskristallisieren, eine Rolle. Es läßt sich annehmen, daß die Blasenzellen die Statolithensubstanz in ihren Vakuolen aufspeichern, daß die Flüssigkeit dann ins Innere der Statocystenblase entleert wird, und sich hier dann die Statolithen daraus abscheiden. — Das Zellplasma enthält, wie bei den Syncytialzellen stark färbbare Körnchen. Die kleinen Kerne sehen den Syncytialkernen gleich, besitzen kein Kernkörperchen, wohl aber zahlreiche Chromatinkörperchen.



Textfig. 8. Schnitt durch die Statocyste von Planorbis corneus Linné. 300 : 1. *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *kk* Kernkörperchen; *r* Riesenzelle; *rk* und rk_1 Riesenzellkern; *s* Syncytialzelle; *sk* Syncytialzellkern; *v* Vakuole.

Alle drei beschriebenen Zellformen sind nach dem Hohlraum der Statocyste hin mit einem feinen Flimmerkleid versehen. Nimmt man ein Pedalganglion aus einem lebenden Tier, bringt

es in Schneckenblut oder 0,6 proz. physiologische Kochsalzlösung und quetscht das Ganze etwas, so ist schon bei schwacher Vergrößerung zu bemerken, wie im Innern der Statocystenblase die zahlreichen kleinen Statolithen in unaufhörlicher flimmernder Bewegung sind, wobei sie sich aber nicht weit von ihrem Platz bewegen, sondern nur auf einem kleinen Raume hin- und herschwingen. Bei stärkerer Vergrößerung kann man die Ursache dieser Bewegung erkennen. Man sieht an der inneren Peripherie der Wand eine rastlos spielende Flimmerbewegung auf- und abwogen. Die Flimmerung hält etwa 10—15 Minuten an und läßt dann plötzlich nach. Bei einigen Tieren war die Bewegung lebhaft, bei anderen träger, wieder bei anderen blieb sie vollständig aus. Sie hörte augenblicklich auf, wenn die Wandung durch zu starke Beanspruchung zerriß, oder wenn etwa Alkohol oder schwache Säuren dazugebracht wurden.

Die einzelnen Härchen kann man erst an gefärbten Präparaten und bei sehr starker Vergrößerung auseinander halten. Dann sieht man, daß die Flimmerhärchen alle drei Zellelemente bekleiden. Als ich die Flimmerung zum ersten Male studierte, vermutete ich, daß die Blasenzellen von Härchen frei wären, weil ich annahm, sie dienten nur etwa der Ausscheidung von Statolithensubstanz und nicht noch der Sinneswahrnehmung. Meine Vermutung fand ich nicht durch die tatsächlichen Funde bestätigt (Textfig. 6, 7 und 8).

Die Härchen stehen so dicht beieinander, daß kein Statolith die Wand der Statocyste berühren kann, ohne vorher die Flimmerhärchen zu berühren, sie breiten sich ferner auch dort aus, wo der Nerv eintritt.

Die Länge der Härchen entspricht etwa der durchschnittlichen Dicke der Wandung. Soweit es sich erkennen läßt, sind sie gleichmäß lang und dünn und sitzen auf einem dunklen färbbaren Basalkörnchen auf, wie es ja bei Cilien in der Regel der Fall ist. Aus Form, Lage und Länge der Härchen läßt sich schließen, daß sie alle dieselbe Funktion haben.

Die drei beschriebenen Zellformen sind nun derart zu einer geschlossenen Wandung verbunden, daß die einzelnen Zellelemente mit ihren Rändern übereinandergreifen, sodaß ein fester Zusammenhang zwischen allen besteht. Besonders die Riesenzellen greifen mit ihren Fortsätzen weit über die anderen hinüber. Die Kerne der Syncytien nehmen keine regelmäßige Lagebeziehung zu den Kernen der Riesenzellen ein, sondern liegen regellos im Syncytium.

Die Blasenzellenkerne dagegen zeigen bei Limnaea eine nicht immer deutlich ausgeprägte Lagerung um die Riesenzellen, und zwar sind erstere, wie Taf. XXV, Fig. 4 zeigt, die einen Flächenschnitt darstellt, fast im Kreise um die letzteren angeordnet.

Ich habe eben drei verschiedene Zellelemente in der Epithelwand der Statocyste von Limnaea und Planorbis festgestellt. Es sei an dieser Stelle mitgeteilt, daß es auch Pulmonaten gibt, bei denen sich nur zwei Zellelemente unterscheiden lassen. So kennen wir durch eine Arbeit Plates über die „Anatomie und Systematik der Janelliden“ Statocysten, die in ihrer Epithelwand kleine Zellen mit dichtkörnigem Protoplasma, nicht immer deutlich erkennbaren Zellgrenzen und rundlichen Kernen von etwa 12 μ Durchmesser haben, und außerdem Zellen, die durch riesig große Kerne von oval rundlicher oder scheibenförmiger Gestalt ausgezeichnet sind, und deren Durchmesser zwischen 49 und 63 μ schwankt, bei einer Dicke von 11 μ. Die großen Kerne sind dicht mit Nukleolen erfüllt. Plate vermutet, daß diese zweite Zellform die eigentliche perzipierende ist. Hörhärchen konnte er nicht feststellen, weil die Statocysten durch die Konservierung gelitten hatten. Von den großen Zellen, den Riesenzellen, ist etwa ein Dutzend in jeder Statocyste vorhanden. Mit diesen Beobachtungen Plates stimmen die von mir gemachten Untersuchungen im Wesentlichen überein. In dem Fehlen der 3. Zellform, der Blasenzellen, erinnert Janella an Paludina, wo allerdings der sonst so charakteristische Unterschied der Zellelemente nur schwach ist.

Die kleinen Zellen von Janella dürften den Syncytialzellen entsprechen, die ja auch durch Verschmelzung vieler kleiner Zellen unter Verschwinden der Zellgrenzen entstanden sind.

Die äußere Hülle ist bei beiden untersuchten Basommatophoren bindegewebiger Natur und dient zum Schutze des Organs gegen Druck und Zug. Versucht man die Statocyste mit Nadel und Messer zu isolieren, so bemerkt man, daß die bindegewebige Hülle der Freilegung erheblichen Widerstand bietet. Auch ist es schwer, die Statocyste von dem Hüllgewebe zu befreien, ohne sie zu verletzen. Namentlich die der Epithelwand unmittelbar benachbarten Fasern sind sehr fest mit derselben verbunden, und eine vollständige Befreiung der Statocyste vom Bindegewebe ist so bei erwachsenen Tieren fast unmöglich.

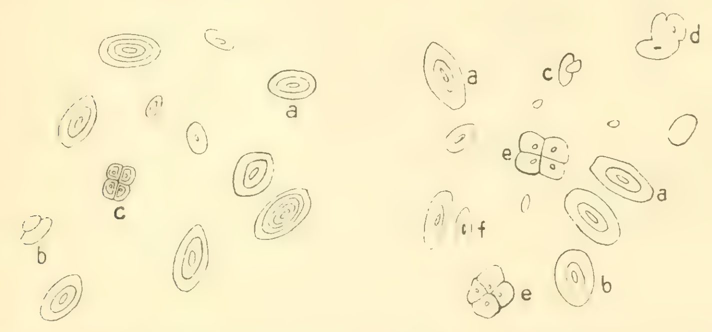
Die stark in die Länge gezogenen Zellen des Bindegewebes legen sich der inneren Epithelwandung an, sie in annähernd

gleich starker Lage umgebend. Die Kerne der Hüllzellen sind entsprechend der Dehnung ihrer zugehörigen Zellen ebenfalls langgestreckt und legen sich in ihrem Längsverlauf der Wölbung der Bläschenwand parallel (Textfig. 7).

3. Statolithen.

Die Zahl der Statolithen beträgt bei Limnaea durchschnittlich etwa 650—700, bei Planorbis rund 440—460 in jedem Bläschen, doch gilt diese Zahl für ausgewachsene Tiere, während sie bei jüngeren Tieren bis auf wenige Steinchen herabsinken kann. Sie liegen in einem großen Haufen durch die Cilienbekleidung etwas von der Wand zurückgedrängt.

Die Größe der Statolithen ist erheblichen Schwankungen unterworfen. Die größten erreichen bei Limnaea eine Länge



Textfig. 9. Statolithen von Limnaea stagnalis. 712 : 1. *a* Einzelstatolith; *b* Zwillingsstatolith; *c* Vierlingsstatolith.

Textfig. 10. Statolithen von Planorbis corneus. 300 : 1. *a* und *b* Einzelstatolithen; *c* Zwillingsstatolith; *d* Drillingsstatolith; *e* Vierlingsstatolith; *f* unregelmäßiger Statolith.

von 12—13 μ und eine Breite von 7 μ. Bei Planorbis sind die größten etwa 30 μ lang und 15 μ breit, somit etwa fünfmal größer als die von Limnaea. Die kleinsten sind bei beiden Formen rund 50mal kleiner als die größten der betreffenden Schnecke, und dazwischen gibt es alle Zwischenstufen.

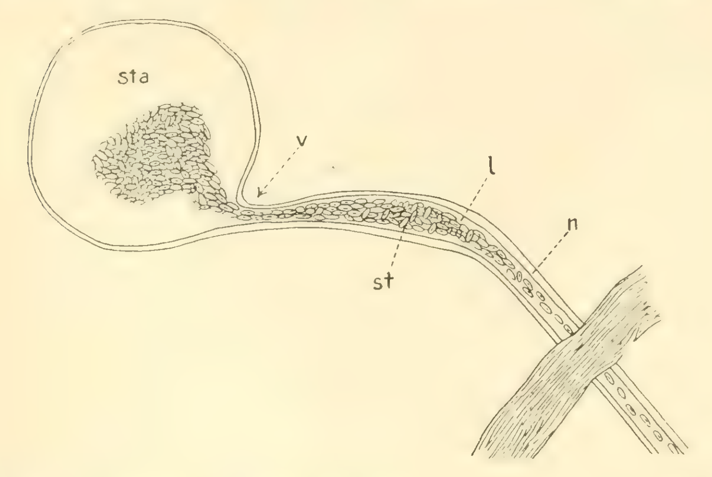
Die Form der Statolithen ist bei den Basommatophoren etwa die eines zusammengedrückten, an beiden Enden etwas zugespitzten Ellipsoids. Daneben kommen noch andere Formen bei den kleineren Steinchen vor. So findet man solche, die an den Enden abgeplattet sind, und andere, die einen asymmetrischen Bau zeigen. Auch schwankt das Verhältnis zwischen Längs- und Querachse (Textfig. 9).

Bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß die Statolithen konzentrisch schalig aufgebaut sind, und zwar sind es bei Limnaea bis zu vier, bei Planorbis bis zu drei Schichten, die deutlich sichtbar sind. Doch darf man wohl noch mehr Schichten vermuten, die aber wegen ihrer Feinheit zu schwer auflösbar sind. Besonders die innere Lage ist klar zu sehen, schwerer sind die beiden mittleren zu erkennen. Von einer radialen Faserung habe ich hier nichts entdecken können. Neben diesen regelmäßigen Formen kommen vereinzelt andere vor, die vollständig anders aussehen. Es können Zwillinge auftreten (Textfig. 9*b*), bei denen zwei Statolithen eng miteinander verwachsen zu sein scheinen, doch so, daß jeder seine eigene Wandung hat. Es kommen ferner Formen vor (Textfig. 9, 10), bei denen 3 oder 4 Steinchen zusammengewachsen erscheinen. Jeder einzelne Bestandteil dieser Drillinge, Vierlinge zeigt für sich denselben konzentrisch schaligen Bau wie ein einfacher Statolith. Der Kern dieser Vierlinge ist dem gemeinsamen Zentrum näher gerückt. Man könnte vermuten, daß die einzelnen Teilchen solcher Viellinge nach einiger Zeit auseinanderfallen, um als Einzelsteinchen weiter zu bestehen. Gegen diese Annahme spricht jedoch, daß die Teilstatolithen eines Viellings meist größer sind als die kleinen Einzelstatolithen. Wahrscheinlich stellen also die Viellinge Verwachsungen abnorme Bildungen, dar.

4. Statocystennerv.
(Taf. XXV, Fig. 5.)

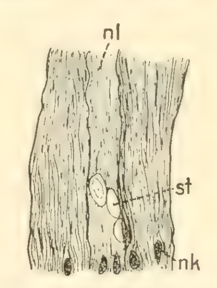
Von den Beziehungen des Statocystennerven zu den circumösophagealen Ganglien ist schon bei Beschreibung der Statocystenlage die Rede gewesen. Der Nerv bringt die Statocyste in Verbindung mit dem Cerebralganglion. Verfolgen wir ihn von der Statocyste an zum Gehirn, so sehen wir, daß er schwach trichterförmig erweitert die Statocyste verläßt — bei Planorbis in einer Breite, die etwa dem 9.—10. Teil des Blasenumfanges entspricht — sich dicht bei ihr etwas verengt und dabei eine kleine Biegung nach außen macht, dann sich wieder erweitert (bei Limnaea) und mit einem Durchmesser von etwa 0,03 mm — ungefähr in der Mitte zwischen Cerebropedal- und Cerebrovisceralcommissur — emporsteigt. Er tritt dann nahezu in der Medianlinie der unteren Seite im hinteren Drittel des Cerebralganglions in dasselbe ein und geht in dessen Substanz auf. — Durch den gleichen Versuch wie bei Paludina konnte ich auch bei Limnaea und Planorbis feststellen,

daß der Nerv hohl sein muß. Bei Planorbis gelang es, bis 150 Statolithen in den hohlen Nerv zu drängen und sie um das zwei- bis dreifache des Statocysten-Durchmessers im Nerv fortzudrücken, also fast bis zur Mündung des Nerven ins Cerebralganglion (Textfig. 11).



Textfig. 11. Statocyste und Nerv von Planorbis corneus. 300:1. Totalpräparat. *l* Lumen des Nerven; *n* Nervenwand; *st* Statolithen; *sta* Statocystenhohlraum; *v* verengte Stelle des Nerven.

An gefärbten Präparaten ist der Verlauf des Nerven schwer zu verfolgen, meist sogar unmöglich. Die histologische Beschaffenheit des Nerven läßt sich erst an Schnitten erkennen. Der Nerv besteht aus zahlreichen, bald feineren, bald gröberen Nervenfasern, die in der Richtung des Nerven liegen. Da, wo der Nerv an die Statocyste herantritt, breiten sich seine Fasern nach allen Seiten in der Statocystenwand aus, indem sie eine beträchtliche Strecke über die verschiedenen Zellelemente hinziehen und diese innervieren. Zwischen den Nervenfibrillen eingebettet liegen die Kerne des Nerven; meist in der äußeren Peripherie des Nervenrohres. Sie stimmen bei Planorbis in Größe, Gestalt und Beschaffenheit mit den Syncytialkernen und den Blasenzellkernen überein. Doch bei Limnaea sind sie zum größten Teil in der Richtung des Nerven in die Länge gestreckt und nur wenige, die an der Mündung des Nerven in die Statocyste liegen, gleichen



Textfig. 12. Schnitt durch einen Teil des Statocystennerven von Planorbis corneus. 712:1. *nl* Lumen des Nerven; *nk* Kern des Nerven; *st* Statolith.

in ihrer Gestalt den Syncytialkernen. Diese unregelmäßigen, sowie die langgestreckten Nervenkerne sind mit feinen Chromatinkörnchen erfüllt wie die Syncytialkerne, es fehlen ihnen ferner ebenfalls Kernkörperchen. Wie Taf. XXV, Fig. 5 und Textfig. 12 zeigen, finden sich an einzelnen Stellen längliche Hohlräume zwischen den Nervenfasern, woraus man ebenfalls erschließen kann, daß der Nerv hohl ist.

B. Stylommatophoren.

Ich komme nun zu den Landpulmonaten, den Stylommatophoren, und behandle da zunächst die Gehäuseschnecken Helix pomatia und Helix arbustorum und dann die Nacktschnecke Arion empiricorum.

I. Beschalte Formen.

Helix (Helicogena) pomatia LINNÉ.
(Weinbergschnecke)
Taf. XXV, Fig. 10 und 11.

Helix (Arionta) arbustorum LINNÉ.
(Gefleckte Pfeilschnecke)
Taf. XXV, Fig. 12—14.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Bei Helix pomatia ist es leicht, den Ganglienschlundring herauszupräparieren, da er hier größer als bei allen übrigen untersuchten Formen ist, und die allgemeinen Kontraktionserscheinungen beim Abschneiden des Kopfes und Schlundes geringere sind. So treten beim Freilegen des Schlundringes die Lageverhältnisse der Ganglienkomplexe stets klar zutage, wenn auch zur Feststellung der genaueren Beziehungen der einzelnen Ganglien untereinander das Bindegewebe entfernt werden muß, oder die Schnittmethode heranzuziehen ist. Auch bei H. arbustorum ist das Herauspräparieren des Ganglienkomplexes leichter als bei Paludina und den Basommatophoren. Betrachtet man ein herauspräpariertes Zentralnervensystem von Helix pomatia und Helix arbustorum, so sieht man, daß es aus drei Ganglienkomplexen besteht, dem supraösophagealen, dem infraösophagealen Ganglienkomplex und den Buccalganglien. Die beiden ersten sind durch zwei Commissurenpaare, der supraösophageale Komplex und die Buccalganglien durch ein Commissurenpaar und die Buccalganglien

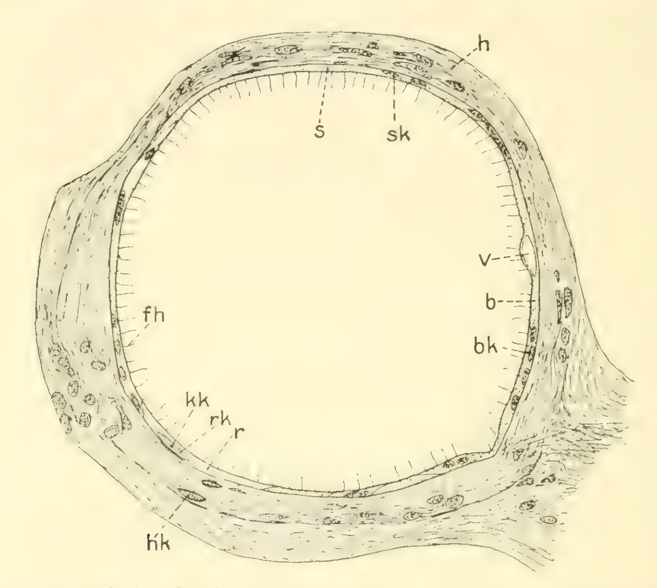
untereinander durch eine Commissur verbunden. Die letzteren liegen vom Schlundring etwas entfernt der Unterseite des Pharynx auf. Der supraösophageale Ganglienkomplex setzt sich aus zwei sehr nahe aneinander liegenden Cerebralganglien zusammen, die durch eine kurze Cerebralcommissur verbunden sind. Zwei von den Cerebralganglien entspringende Commissurenpaare stellen die Verbindung mit den Visceral- und Pedalganglien her. Zwischen den beiden Commissuren jeder Seite läuft der Statocystennerv, der im Cerebralganglion seinen Ursprung hat.

Der infraösophageale Ganglienkomplex setzt sich aus der Gruppe der Visceral- und der Gruppe der Pedalganglien zusammen. Die erstere zerfällt in zwei Pleural-, zwei Parietal- und ein eigentliches Visceralganglion, das zwischen beiden Parietalganglien sich einschiebt. Tiefer als die Gruppe der Visceralganglien und weiter nach vorn schließen sich an die Pleuralganglien die beiden bald ellipsoiden, bald abgestumpft kegelförmigen Pedalganglien an. Ihnen liegen die Statocysten auf und zwar an den von der Mittellinie nach außen gelegenen oberen Ecken, so daß wir hier fast dieselben Lagebeziehnungen haben wie bei den vorhergehenden Formen. Die Statocysten lagern in einer kleinen uhrglasförmigen Vertiefung, doch so, daß der weitaus größte Teil herausragt. Diese leicht eingesenkte Lage der Statocyste mag wiederum der Grund gewesen sein, weswegen Leydig angibt, sie seien nicht vollkommen kugelig, und warum er sie abbildet wie zwei mit den Rändern aufeinandergesetzte stark gewölbte Uhrglasschalen oder wie einen kugeligen Ball, der an einer Seite schwach eingebeult ist. Die Form der Statocyste ist aber wie bei allen untersuchten Schnecken die einer Kugel, und nur durch unvorsichtiges Herauspräparieren werden ellipsoidähnliche oder gefaltete Formzustände künstlich hervorgerufen.

Leydigs Feststellung, daß die Größe des Tieres kein Maßstab für die Größe der Statocyste ist, gilt besonders für die Helixarten. Während das Tier von Helix pomatia selbst bedeutend größer ist als von Helix arbustorum, ist seine Statocyste nur wenig größer. Deren Durchmesser beträgt 190 μ = 0,190 mm der Statocystendurchmesser von H. arbustorum 170 μ = 0,170 mm, so daß man sie mit bloßem Auge erkennen kann. Sie erscheinen auf dem schwach gelblich gefärbten Pedalganglien als helle weißliche Pünktchen, weiß infolge der in der Blase enthaltenen lichtbrechenden Statolithen.

2. Histologie der Statocyste.

Auf Schnitten durch die Statocyste ist zunächt wie bei den vorher beschriebenen Schneckenformen stets ein deutlicher Unterschied zwischen der eigentlichen Statocysten- oder Epithelwand und der diese umgebenden Hülle wahrzunehmen. Die Statocystenwand ist besonders bei Helix pomatia aber auch bei H. arbustorum dünn und bietet dem genaueren Studium größere Schwierigkeiten als etwa die von Limnaea stagnalis oder Planorbis corneus. Sie zeigt folgende Einzelheiten: Wie bei den eben genannten Formen ist sie aus drei verschiedenen Zell-



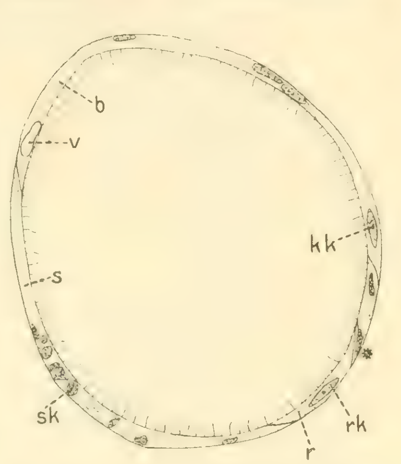
Textfig. 13. Schnitt durch die Statocyste von Helix pomatia. 712:1. *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *fh* Flimmerhärchen; *kk* Kernkörperchen; *h* Hülle; *hk* Hüllkern; *r* Riesenzelle; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzellen; *sk* Syncytialkern; *v* Vakuole.

elementen aufgebaut, die erheblich voneinander abweichen, den Riesenzellen, den Syncytialzellen und den Blasenzellen.

Die Riesenzellen, die bei H. pomatia besser zu erkennen sind als bei H. arbustorum, sind gleichmäßig über die Statocyste verteilt. Durchschnittlich findet man bei H. pomatia in jeder Statocyste zehn Riesenzellen, die in erster Linie durch ihren großen Kern charakterisiert sind. Bei beiden Stylommatophoren hat der plattgedrückte Plasmaleib ein fast amöbenartiges Aussehen angenommen und entsendet nach allen Seiten pseudopodienartige Fortsätze, wie es Taf. XXV, Fig. 10 angibt. Er ist reichlich mit

stark färbbaren Körnchen erfüllt. Der große Kern — er liegt von der inneren und äußeren Peripherie der Wand, besonders deutlich bei H. arbustorum, meist gleichweit entfernt — ist bei H. pomatia bis 20 μ, bei H. arbustorum 20—30 μ lang, besitzt die Form einer Linse und ist sehr stark von Chromatinkörnchen erfüllt (Textfig. 13 und Textfig. 14 *rk*). Ein charakteristisches Zeichen für einen großen Zellkern ist das kugelige, dunkle schon auf ungefärbten Präparaten erkennbare Kernkörperchen, in Textfig. 13, 14 und 15 mit *kk* bezeichnet. Ein spindelförmiges Kernkörperchen ist nicht zu entdecken.

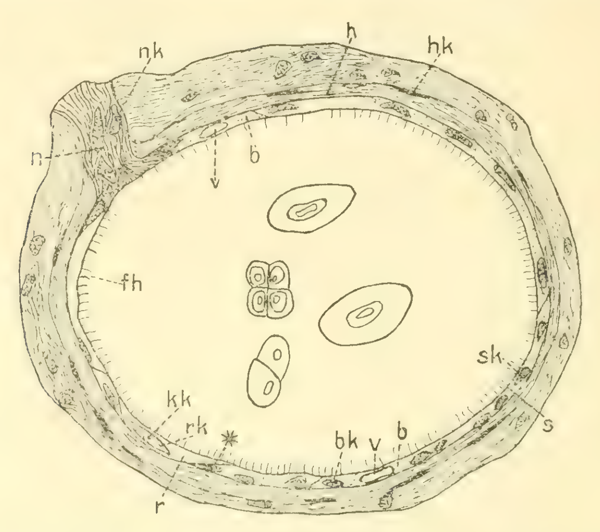
Form und Ausdehnung der Syncytien wird z. T. durch die Riesen- und die Blasenzellen bedingt. Das Syncytialplasma ist wie das der Riesen- und Blasenzellen von stark färbbaren Körnchen angefüllt.



Textfig. 14. Schnitt durch die Statocyste von Helix pomatia. 712 : 1. Zeichen wie auf Textfig. 13. * = Stelle, wo sich ein Syncytialzellkern über eine Riesenzelle schiebt.

In den Kernen, die in der Taf. XXV, Fig. 10, 12, 13, 14 und in den Textfig. 13, 14 und 15 mit *sk* bezeichnet sind, finden sich Chromatinkörnchen, die hier zahlreicher sind als in den Riesenzellkernen, so daß die Syncytialkerne sich dunkler färben als jene. Bei H. arbustorum sind die Kerne etwa 12 μ lang, bald regelmäßig ei- oder ellipsoidförmig, bald unregelmäßig gestaltet. Bei H. pomatia sind sie 4—6 mal kleiner als die Riesenzellkerne und unregelmäßig gestaltet. Bei beiden Stylommatophoren liegen die Syncytialkerne, wie Textfig. 13, 14 und 15 es deutlich zeigen, an der äußeren Peripherie der Epithelwand und besitzen kein Kernkörperchen im Gegensatz zu den Kernen der Riesenzellen. — Die dritte Zellform, die Blasenzellen, fallen bei H. pomatia und auch bei H. arbustorum schon bei oberflächlicher Betrachtung ins Auge; denn ihnen verdankt die Statocystenwand an vielen Stellen schwache Verdickungen, die aber nie eine solche Größe erreichen wie bei Limnaea stagnalis. Textfig. 13 zeigt eine solche Verdickung durch eine Blasenzelle. Diese liegen bei H. pomatia ohne regelmäßige Anordnung in der Statocysten-

wand verteilt, während sie bei H. arbustorum etwa ein Viertel der Statocystenkugelfläche einnehmen, auf welchen Bezirk sie sich dann fast ausschließlich beschränken (Taf. XXV, Fig. 12). Wie schon ihr Name andeutet, zeichnen sie sich dadurch aus, daß sie in ihrem Plasma Vakuolen enthalten, die ziemlich scharf voneinander abgegrenzt sind und oft so zahlreich oder in solcher Größe auftreten, daß die eigentliche Plasmamasse ganz zurückgedrängt wird. Der Wölbung der Statocystenblase sich anpassend, sind die meisten Vakuolen etwas in die Länge gezogen (Taf. XXV, Fig. 12). Das eigentliche Plasma gleicht vollständig dem der Riesen- und



Textfig. 15. Schnitt durch die Statocyste von Helix arbustorum. 712 : 1. *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *fh* Flimmerhärchen; *h* äußere Hülle; *hk* Hüllkern; *kk* Kernkörperchen; *n* Nerv; *nk* Nervenkern; *r* Riesenzelle; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzellen; *sk* Syncytialzellkern; *v* Vakuole: * Stelle, an der sich ein Syncytialkern über eine Riesenzelle schiebt.

Syncytialzellen, und auch die Kerne unterscheiden sich nicht von den Syncytialkernen, sind allerdings spärlicher als diese vorhanden. Sie liegen meist an der äußeren Peripherie der Epithelwand, haben unregelmäßige Gestalt, sind kleiner als die Riesenkerne, enthalten Chromatinkörnchen und sind ohne Kernkörperchen. Diese Verhältnisse sind auf Textfig. 15 gut zu sehen. Über die Bedeutung der Blasenzellen ließen sich hier dieselben Betrachtungen anknüpfen, die ich bei Limnaea stagnalis ausführte.

Durch vergleichendes Studium der Schnittserien findet man, daß die Wand der Statocyste nach dem Lumen der Statocyste zu gleichmäßig mit Härchen bedeckt ist, wobei Riesen-, Syncytial-

und Blasenzellen bei H. pomatia gleichmäßig von ihnen besetzt sind, wohingegen die Blasenzellen bei H. arbustorum spärlicher mit Flimmerhärchen bekleidet sind als die beiden anderen Zellelemente.

Die Ausbreitungsstelle der Nerven ist bei beiden Formen mit Härchen besetzt, wie Taf. XXV, Fig. 11 und 14 zeigen. Soweit es sich erkennen läßt, sind alle Flimmerhärchen gleich lang und dünn, so daß man von Sinnesborsten nicht reden kann. Ihre Länge entspricht bei beiden Stylommatophoren etwa der Statocystenwanddicke. Ihr gegenseitiger Abstand ist bei H. pomatia überall und bei H. arbustorum auf den Blasenzellen gleich der ganzen, bei H. arbustorum auf den Riesen- und Syncytialzellen gleich der halben Statocystenwandstärke. Die Figuren 13—15 im Texte zeigen deutlich das Flimmerkleid, wie es sich auf Schnitten bei sehr starker Vergrößerung darbietet. – Wie ich früher schon ausführte, dienen die Härchen wahrscheinlich der Sinnesempfindung, und wenn wir annehmen, daß die Blasenzellen die Funktion der Ausscheidung von Statolithensubstanz haben, so erklärt es sich im Zusammenhang mit dieser Tatsache, daß auf den Blasenzellen bei H. arbustorum die Härchen spärlicher vorhanden sind.

Durch ihre sich schräg übereinander schiebenden Ränder verketten sich die drei behandelten Zellelemente zu einer festen Epithelwand, deren Festigkeit durch die pseudopodienähnlichen Fortsätze der Riesenzellen noch erhöht wird. Wo Riesenzellen und Syncytialzellen sich mit den Rändern übereinander schieben, liegt im Rand der Syncytialzelle oft ein Kern (Textfig. 14 und 15).

Zwischen den Kernen der Riesenzellen und den Syncytialkernen bestehen bestimmte Lagebeziehungen, und zwar lagern sich die letzteren im Kreise um die Riesenkerne, was ich zuerst auf einem Flachschnitt bemerkte, der in Taf. XXV, Fig. 10 wiedergegeben ist, und was ich durch Schnittserien bestätigt fand. Bei H. pomatia ist das etwas deutlicher zu sehen als bei H. arbustorum (Textfig. 13).

Welche Bedeutung diese regelmäßige Lagerung hat, die wir bei Arion empiricorum wiederfinden werden, weiß ich nicht zu sagen.

Dem Schutze der eben beschriebenen zarten Epithelwand dient die äußere, bei H. pomatia noch mehr als bei H. arbustorum, widerstandsfähige Hülle, welche bindegewebiger Natur ist und die Statocystenwand in wechselnder Stärke umzieht. Ihre Stärke ist manchmal nur gleich der Epithelwandstärke, erreicht

aber meist das zwei- bis vier-, bei H. arbustorum gar das fünffache derselben. Die Hüllzellen haben sich in der Krümmungsrichtung der Statocystenwand in die Länge gezogen und dieser Längsdehnung haben ihre Kerne folgen müssen und zwar um so mehr, je näher sie der Epithelwand lagen. In der Hülle liegen dunkel sich färbende Fasern, welche die Festigkeit derselben zu erhöhen scheinen. Wir haben also bei H. pomatia und H. arbustorum bis auf die besonders zahlreichen und starken Bindegewebsfasern einen gleichen Aufbau der Hülle wie bei den oben beschriebenen Schneckenformen.

3. Statolithen.

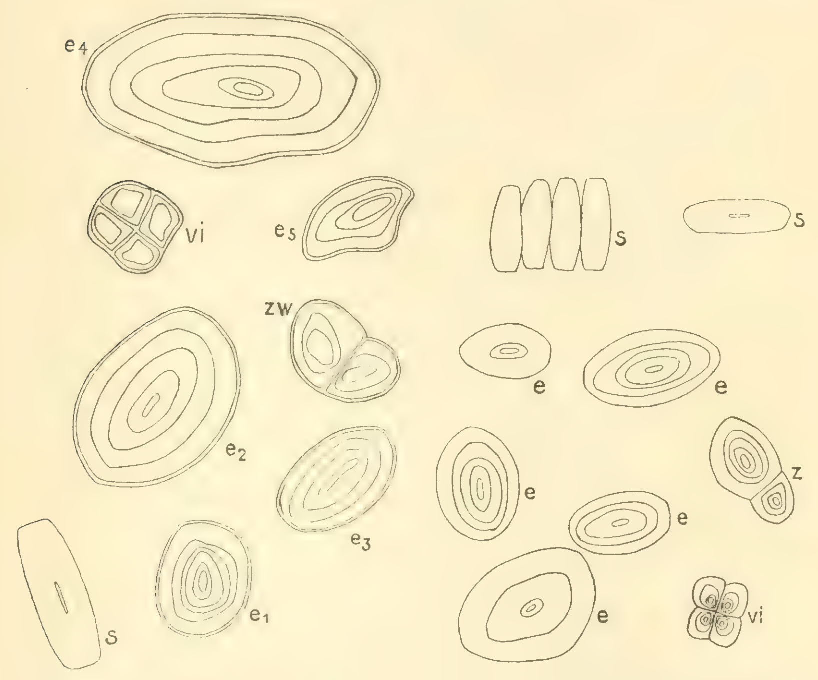
In der Statocyste liegen die Statolithen, deren chemischen Aufbau und optisches Verhalten ich bei H. pomatia einer genaueren Untersuchung unterzog. — Die Zahl der Statolithen, die auch bei den Stylommatophoren nach dem Alter der Tiere erheblichen Schwankungen unterworfen ist, beträgt bei H. pomatia etwa 250—300, bei H. arbustorum durchschnittlich 200—230.

Auch die Größe ist erheblichen Schwankungen unterworfen; denn wir finden bei H. pomatia Statolithen von 40μ Länge und 25μ Breite neben vielen kleineren, die nur den 10. bis 20. Teil dieser Größe erreichen, und allen Zwischenstufen. Auch bei H. arbustorum wechselt die Größe der Steinchen sehr, durchschnittlich sind sie $25—30\mu$ lang und 15μ breit.

Nur wenige der Statolithen haben eine symmetrische Form, die meisten sind asymmetrisch aufgebaut. Die regelmäßigen Formen haben bei H. pomatia (Textfig. 16 e_1, e_2, e_3) das Aussehen eines abgeplatteten Eies, bei H. arbustorum (Textfig. 17 *e*) sind sie auch bald eiförmig, bald kreisrund, bald ellipsoidförmig, doch nach den Polen zu verjüngt. Die unregelmäßigen lassen sich schwer beschreiben und sind besser auf Figuren zu erkennen. Immer aber sind sie abgeplattet und bieten von der Seite das Bild eines länglichen Rechtecks (Textfig. 16 und 17 *s*) mit abgeschnittenen und gerundeten Ecken, oder das einer Linse mit abgeschliffenem Rande. — Der innere Aufbau ähnelt dem bei den vorher beschriebenen Schnecken.

Es kommen nun Statolithen vor, die nur den innersten Kern zeigen, andere haben außer dem Kern eine Schicht, wieder andere zwei Schichten usf., so daß wir uns auch bei Helix pomatia die Entstehung der Statolithen wie bei Paludina vivipara durch Auflagerung einzelner Schichten denken können.

Neben diesen Einzelstatolithen, die in Textfig. 16 mit e_1-e_5 bezeichnet sind, kommen andere vor, die ich schon früher als Viellingsstatolithen benannte, weil sie aus zwei, drei oder vier Statolithen zusammengesetzt sind. Ein aus zwei Statolithen gebildeter Zwilling sieht aus wie zwei zur Konjugation sich aneinander legende Paramaecien. Textfig. 16 *zw* und 17 bringt das zum Ausdruck. In Textfig. 16 und 17 *vi* sind Vierlinge



Textfig. 16. Statolithen von Helix pomatia. 1012 : 1. e_1—e_5 Einzelstatolithen; *s* seitliche Ansicht eines Statolithen; *vi* Vierlingsstatolith; *zw* Zwillingsstatolith.

Textfig. 17. Statolithen von Helix arbustorum. 712 : 1. *e* Einzelstatolith; *s* seitliche Ansicht von Statolithen; *vi* Vierlingsstatolith; *zw* Zwillingsstatolith.

aus vier Teilen gebildet zu sehen. Der innere Aufbau der Vierlinge gleicht dem der Einzelstatholithen, wie an den eben angeführten Figuren zu sehen ist, nur mit dem Unterschiede, daß der innere Kern der Teilstatolithen besonders bei H. arbustorum dem gemeinsamen Zentrum näher gerückt ist, und somit die Schalen an der dem Zentrum zugelegenen Seite dünner sind als nach außen zu.

Wie ich schon oben sagte, studierte ich bei Helix pomatia auch das optische Verhalten der Statolithen. Sie sind es, die

durch ihre Lichtbrechung erst die Statocyste für das Auge sichtbar machen. Bei auffallendem Lichte glänzen sie unter dem Mikroskop sehr stark. Im polarisierten Licht zeigen die Statolithen eine Doppelbrechung. Den Charakter der Doppelbrechung, ob positiv oder negativ, und den Grad der Doppelbrechung habe ich nicht feststellen können. Man muß bedenken, daß die Statolithen nur höchstens 40 μ lang und 25 μ breit sind, daß in der anorganischen Substanz noch organische eingelagert ist, und daß wir es hier nicht mit planparallelen geschliffenen Flächen zu tun haben, wie die sonst zu kristallographischen Untersuchungen verwendeten Körper es sind, sondern daß die Steinchen in der Mitte dicker sind als am Rande. So zeigten sie denn im Polarisationsmikroskop die mannigfaltigsten Farbenbilder, aus denen man aber nichts weiter bestimmen konnte, als daß die Statolithen doppelbrechend sind.

Mehr Erfolg hatte ich bei der chemischen Untersuchung. Schon die schwach sauren Farblösungen lösten die anorganische Statolithensubstanz auf und ließen die organische Substanz übrig. Ich machte dann Versuche mit verdünnter Salzsäure und fand, daß sich die Statolithen unter Aufbrausen. d. h. unter Entwicklung eines Gases auflösten. Dieselbe Wirkung wie die Salzsäure hatte auch Essigsäure. Durch Essigsäure wird aber nur die Kohlensäure aus ihren Salzen unter Bläschenentwicklung freigemacht. Folglich muß der Statolithensubstanz ein Karbonat zugrunde liegen — Ich vermutete nun, die Statolithen beständen aus kohlensaurem Kalk ($CaCO_3$) und prüfte sie daraufhin. Zunächst löste ich sie in Essigsäure, dann ließ ich zu dieser Lösung eine Auflösung von Oxalsäure in Wasser zufließen. Es bildete sich ein immer stärker werdender Niederschlag, der sich in Essigsäure nicht löste, wohl aber in Mineralsäuren. Da nur das Calciumsalz der Oxalsäure in Essigsäure unlöslich, in Mineralsäuren löslich ist, muß der Niederschlag aus Calciumoxalat bestehen, folglich Calcium in der Substanz vorhanden sein. Der Niederschlag, das läßt sich unter dem Mikroskop feststellen, ist kristallinisch und zeigt Doppelbrechung. Mit welcher Modifikation des kohlensauren Kalkes wir es hier zu tun haben, ob mit Kalkspat, Aragonit oder Vaterscher Modifikation, konnte ich nicht feststellen.

4. Statocystennerv (Taf. XXV, Fig. 11 und 14).

In dem Abschnitt über die Lage der Statocyste erwähnte ich, daß sie vom Cerebral- und nicht vom Pedalganglion aus inner-

viert wird. Hier seien noch ausführlichere Angaben gemacht: An seiner Ansatzstelle an die Statocyste ist der Nerv schwach trichterförmig erweitert. Sowie er die Blase verlassen hat, verengert er sich etwas, macht sofort nach der verengten Stelle einen stumpfen Winkel und läuft dann vertikal von unten nach oben, während er bis dahin fast horizontal von innen nach außen verlief. Von der verengten Stelle an zieht er bis zum Cerebralganglion, zwischen Pedal- und Visceralcommissur emporsteigend, bei H. pomatia in einer Stärke von 0,04 mm, bei H. arbustorum in einer Stärke von 0,03 mm. Die Tatsache, daß sich auch bei Helix pomatia und arbustorum Statolithen in den Nerven drängen und darin fortdrücken lassen, ist Beweis dafür, daß auch hier der Nerv hohl ist.

Die Struktur des Nerven gleicht bei den Stylommatophoren fast derjenigen der oben beschriebenen drei Schneckenformen, d. h. der Nerv setzt sich auch aus vielen feineren und gröberen Fasern zusammen, die bald gerade, bald wellenförmig gekrümmt sind, und zwischen denen Zellenkerne liegen, die größer sind als die Syncytial- und die Blasenzellenkerne, doch in der unregelmäßigen Gestalt und im Chromatinkörnchenreichtum diesen gleichen. Die Kerne liegen überall zerstreut in der Wand des Nerven, besonders zahlreich in der Nähe der Mündung des Nerven in die Statocyste.

Taf. XXV, Fig. 11 und 14 zeigen, daß die Nervenfasern sich dort in der Statocystenwand nach allen Richtungen ausbreiten und die verschiedenen Zellelemente innervieren. Wie bei den übrigen Formen ist die Mündungsstelle des Nerven in die Statocyste mit Flimmerhärchen besetzt, und zwar ebenso dicht wie die übrige Statocystenwand.

II. Nacktschnecken.

Arion empiricorum (Férussac).

Große Wegschnecke.

Taf. XXV, Fig. 15—18.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Auch bei Arion empiricorum finden wir ein Zentralnervensystem, das zu einem circumösophagealen Ganglienring zusammengerückt ist. Dieser läßt sich bei seiner bedeutenden Größe leicht herauspräparieren, auch kann das Tier sich nicht in

ein schützendes Gehäuse zurückziehen, wodurch gleichfalls die Präparation erleichtert wird, wenn auch die starke Schleimabsonderung beim Arbeiten etwas lästig ist. Öffnen wir das Tier vom Rücken aus, um das Nervensystem freizulegen, so stoßen wir zunächst auf den supraösophagealen Ganglienkomplex, der aus zwei Cerebralganglien besteht, die eng aneinander liegen, so daß die Cerebralcommissur sehr verkürzt ist. Von den Cerebralganglien laufen zwei Commissurenpaare ventralwärts zu den infraösophagealen Ganglien, die sehr kompakt und von beträchtlicher Größe sind. Das eine Commissurenpaar verbindet die Cerebralganglien mit der Gruppe der Visceralganglien, der wie bei Helix zwei Parietalganglien, ein dazwischen liegendes Visceralganglion und zwei Pleuralganglien angehören. Das andere Commissurenpaar läuft zu den beiden Pedalganglien. Die Visceralganglien sind sehr eng zusammengerückt und liegen im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Schnecken, wo die Visceralganglien immer eine höhere Lage einnehmen als die Pedalganglien, ebenso hoch wie diese, sodaß die beiden Commissurenpaare gleich lang sind. Trotzdem die supra- und infraösophagealen Ganglienmassen eng aneinander gerückt sind, bleibt noch ein genügend großer Raum in der Mitte, daß die Ganglien ihre Lagebeziehungen verändern können, wenn das Tier sich zusammenzieht. Schon bei schwacher Vergrößerung, oft mit bloßem Auge, läßt sich erkennen, daß die Statocysten den Pedalganglien aufliegen und zwar in den oberen nach außen gelegenen Ecken. Durch das Studium der Schnitte findet man außerdem, daß ganz wie bei allen bisher untersuchten Formen die Statocysten in einer seichten Vertiefung der fast kugeligen Pedalganglien gelegen sind, daß sie aber mit ihnen in keinem inneren Zusammenhang stehen, sondern von den Cerebralganglien innerviert werden.

Die äußere Form der Statocyste ist die einer Kugel, die auf Präparaten allerdings durch mechanische Schädigungen deformiert sein kann.

Die Größe der Statocyste entspricht eigentlich nicht der Größe des Tieres — ähnliches fanden wir bei Helix arbustorum und Helix pomatia — auch schwankt sie wenig bei jüngeren und älteren Tieren. Der Durchmesser einer Statocyste beträgt durchschnittlich nur 130—140 μ, und da die Pedalganglien recht groß sind, erscheinen die Statocysten noch kleiner, als sie in Wirklichkeit sind.

2. Histologie der Statocyste.

Bei Betrachtung eines Schnittes erkennt man bald, daß ganz wie bisher eine eigentliche Statocysten- oder Epithelwand und eine Hülle für sie vorhanden ist. Erstere setzt sich wieder aus Riesenzellen und Blasenzellen susammen. Eine wulstig verdickte Stelle im Epithel, der Eintrittsstelle des Nerven gegenüber, habe ich auch hier nicht auffinden können. Es ist wohl hier und da ein Unterschied in der Dicke der Wandung zu erkennen, doch stehen diese Verdickungen stets in Beziehung zu den Riesenzellen, und im Zusammenhang mit der irrigen Auffassung der Riesenzellenkerne erklärt sich wohl LEYDIGS Angabe.

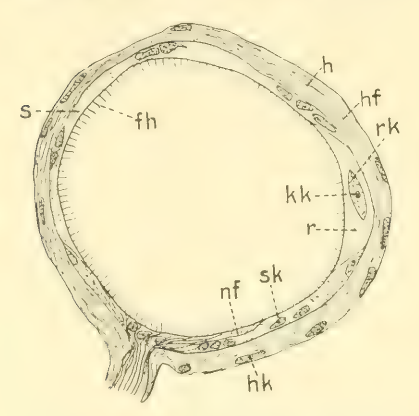
Die Riesenzellen liegen verstreut im weitaus größten Teil der Statocystenwand, in der nur etwa $^1/_4$ davon frei bleibt. Die Zahl der in einer Statocyste vorhandenen Riesenzellen beträgt 10 bis 12. Sie besitzen eine amöbenartige Gestalt (Taf. XXV, Fig. 16*r*) mit pseudopodienähnlichen Fortsätzen und sind seitlich zusammengedrückt. Ihr Zellplasma ist mit färbbaren Körnchen erfüllt und enthält einen großen Kern, ein Charakteristikum der Riesenzellen. Dieser hat eine linsenförmige Gestalt, liegt meist von der äußeren und inneren Peripherie der Epithelwand gleich weit entfernt und hat einen Durchmesser von durchschnittlich 15 μ. Er ist reichlich von Chromatinkörnchen erfüllt und enthält ein kugeliges, stark färbbares, schon an ungefärbten Präparaten sichtbares Kernkörperchen, das für die Riesenzellenkerne charakteristisch ist. Einzelne der Kernkörperchen zeigten innen einen hellen Ring (Taf. XXV, Fig, 15—17 *r, rk, kk*).

Die Syncytialzellen, entstanden aus Verschmelzung vieler kleinerer Zellen, bilden den Hauptbestandteil der Epithelwand und erfüllen den Raum zwischen Riesen- und Blasenzellen. Ihr Plasma gleicht dem der Riesenzellen in bezug auf die Körnchen, enthält aber viele Kerne, die der äußeren Peripherie der Statocystenwand anliegen (Textfig. 18), unregelmäßige Gestalt haben, bis 10 μ lang und 5 μ breit sind, also etwa dem 10. Teil eines Riesenkernes gleichen. Sie besitzen auch viele chromatinähnliche Körnchen, aber kein Kernkörperchen (Textfig. 18 und Tafel XXV, Fig. 15—17.

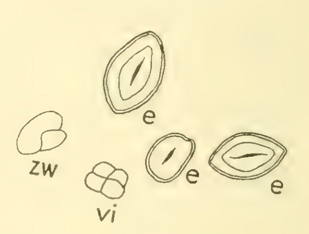
Die Blasenzellen liegen bei Arion empiricorum nicht zerstreut überall in der Epithelwand, sondern sind etwa auf ein Viertel derselben beschränkt, wo sie dann vorherrschen. Ihr Plasma enthält außer den färbbaren Körnchen und den chromatin-

reichen Kernen ohne Kernkörperchen noch Vakuolen, die aber bei Arion nicht so auffallen wie bei den übrigen Formen (Taf. XXV, Fig. 15 *v*).

Zwischen den Riesenzellen und den Kernen der Syncytialzellen bestehen bei Arion empiricorum bestimmte Lagebeziehungen, und zwar sind letztere um die ersteren im Kreise herum angeordnet. Taf. XXV, Fig. 16 *a*, *b* stellen eine Statocyste dar, die zwischen zwei Objektträgern gequetscht wurde, und zwar gibt Textfig. 16 *a* die eine Hälfte bei hoher Einstellung des Mikroskopes, Taf. XXV, Fig. 16 *b* die andere Hälfte bei tiefer Einstellung des Mikroskopes wieder. Beide Figuren lassen deutlich



Textfig. 18. Schnitt durch die Statocyste von Arion empiricorum. 300 : 1. *fh* Flimmerhärchen; *h* Hülle; *hf* Hüllfaser; *hk* Hüllkern; *kk* Kernkörperchen; *n* Nervenfaser; *r* Riesenzelle; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzelle; *sk* Syncytialzellkern.



Textfig. 19. Statolithen von Arion empiricorum. 375 : 1. *e* Einzelstatolith; *vi* Vierlingsstatolith; *zw* Zwillingsstatolith.

erkennen, daß die Kerne der Syncytialzellen sich bald kreisförmig, bald polygonal um die Riesenzellen lagern. Welchen Zwecken diese regelmäßige Anordnung dient, läßt sich schwer erraten.

Das Lumen der Statocyste ist innen mit feinen Härchen ausgekleidet, die auf allen drei Zellelementen stehen. Alle Härchen sind etwa so lang, wie die Statocystenwand dick ist, und etwa um die Hälfte bis ein Drittel ihrer Länge voneinander entfernt, so daß sie hier viel dichter stehen als bei allen beschriebenen Gehäuseschnecken (Textfig. 18 und Taf. XXV, Fig. 18 zeigen diese Härchen).

Die Verkettung der drei Zellelemente zu einer Wand ist die gleiche wie bei den übrigen untersuchten Pulmonaten.

Die äußere schützende Hülle besteht aus einer mehrfachen Lage von langgestreckten Bindegewebsfasern und -zellen, deren Kerne, wie sie selbst, in der Richtung der Statocystenwand in die Länge gedehnt sind. Bald ist die Hülle nur so dick wie die Epithelwand, bald erreicht sie die 3—4 fache Stärke. Sie bietet der Präparation infolge ihrer Festigkeit große Schwierigkeiten, bildet also für die Epithelwand einen wirksamen Schutz (Textfig. 18 *h*).

3. Statolithen.
(Textfig. 19).

Sie sind bei Arion verhältnismäßig klein, beträgt doch ihre Länge nur bis 20 μ, ihre Breite bis 12 μ, während die Mehrzahl der Steinchen sogar noch unter dieser Größe bleibt. Die Zahl der Statolithen schwankt nach dem Alter der Tiere und läßt sich auf rund 150—200 angeben. Ihre Form zu charakterisieren fällt einigermaßen schwer, weil ein durchgehender Formentypus hier wenig ausgeprägt ist. Vorherrschend ist eine Form, die in der Aufsicht bald mehr eiförmigen, bald mehr ellipsenförmigen Umriß zeigt, in der Seitenansicht dagegen den Querschnitt einer Linse als Umriß erkennen läßt. Es kommen daneben Formen vor, die nach den Enden etwas spitzer zulaufen oder auch bohnenförmige. Außer den Einzelstatolithen sind Zwillinge, Drillinge und Vierlinge vorhanden, die in der Form den bei den vorher beschriebenen Schnecken vorkommenden Viellingen gleichen.

Der feinere Bau ist bei der Kleinheit der Objekte nur sehr schwer zu erkennen, doch sieht man schon bei etwa 400 facher Vergrößerung, daß ein immer dunkel aussehender Kern vorhanden ist, um den sich nahezu konzentrisch 2—3 Schalen herumlagern. Bei stärkerer Vergrößerung werden noch einige feine Schalenkonturen schwach sichtbar, sodaß also den Kern etwa 4—5 Schalen umhüllen. Einzelstatolithen zeigen diese Verhältnisse besser als die Viellinge.

4. Statocystennerv.

Der Verlauf des Statocystennerven ist derselbe wie bei Helix und den beiden Süßwasserpulmonaten. Auch ist der Nerv hohl, und die Statolithen ließen sich bis 0,4 mm weit in ihn hineindrängen.

Taf. XXV, Fig. 18 gibt ein Bild von der histologischen Beschaffenheit des Nerven. Er besteht aus zahllosen, bald feineren, bald gröberen Nervenfasern, die in der Richtung des Gesamtnerven verlaufen. Zwischen diesen Fasern liegen die Kerne des Nerven, die etwa so groß sind wie die Syncytialkerne, unregelmäßige Gestalt besitzen und sehr chromatinreich sind. An der Mündung des Nerven in die Statocyste sah ich Kerne, die auch ein Kernkörperchen zu besitzen schienen. Die Plasmamasse der zu den Nervenkernen gehörigen Zellen des in Taf. XXV, Fig. 18 dargestellten Schnittes macht den Eindruck, als ob wir es hier mit unipolaren Ganglienzellen zu tun haben. Derselbe Schnitt zeigt auch, daß der Nerv hohl in die Statocyste mündet; denn es ist deutlich sein Lumen zu erkennen, dem eng einige Kerne anlagern. An der Mündung des Nerven in die Statocyste verbreiten sich seine Fasern strahlenförmig nach allen Seiten und lagern sich in der Wandung. Auch hier bei Arion empiricorum ist die Einmündungsstelle des Nerven mit Flimmerhärchen dicht besetzt. (Taf. XXV, Fig. 18.)

Zusammenfassung.

Ein Vergleich der gewonnenen Einzelresultate ergibt, daß die Lage, die Form und der histologische Aufbau der Statocyste bei den untersuchten Schnecken im Prinzip ein ähnlicher ist, daß aber Paludina vivipara, wie in ihrem sonstigen Bau als Prosobranchier, so auch im Aufbau der Statocyste einen ursprünglicheren Typus als die Pulmonaten repräsentiert, wogegen die Nacktschnecken die höchste Differenzierung zeigen.

Die Lage der Statocyste ist bei allen Pulmonaten die gleiche, d. h. sie liegt immer dem Pedalganglion auf und zwar in einer uhrglasförmigen Einbuchtung desselben, während sie bei Paludina vivipara in einer seichten Vertiefung der bindegewebigen Innenwand der Fußsohle liegt. In allen Fällen aber wird sie vom Cerebralganglion aus innerviert.

Ihre äußere Form ist bei Paludina sowohl wie bei den Pulmonaten eine hohle Kugel mit ziemlich regelmäßiger Oberfläche und gleichmäßig dicker Wandung. Nur bei Limnaea stagnalis treten deutlich verdickte Stellen auf, die in Zusammenhang mit den Blasenzellen stehen.

Die Größe der kugelförmigen Statocyste schwankt bei den einzelnen Formen nach dem Alter der Tiere, schwankt aber vor

allem zwischen den einzelnen Formen, und zwar finden wir die größte Statocyste bei der prosobranchiaten Paludina, wo sie einen Durchmesser von 400—450 μ = 0,40—0,45 mm hat, während die Statocyten der Pulmonaten durchweg kleiner sind, etwa nur $^1/_3$—$^1/_2$ dieser Durchmessergröße erreichen. Unter den Pulmonaten haben die Süßwasserpulmonaten absolut genommen wieder kleinere Statocyten als die Landpulmonaten, so Limnaea stagnalis einen Statocystendurchmesser von 130 μ = 0,13 mm, Planorbis corneus einen solchen von 110 μ = 0,11 mm. Von den Landpulmonaten hat Arion empiricorum die kleinste Statocyste, denn deren Durchmesser beträgt nur 130—140 μ = 0,13—0,14 mm, während er bei Helix arbustorum 170 μ = 0,17 mm und bei Helix pomatia gar 190 μ = 0,19 mm lang ist. Hier steht also die Statocystengröße nicht im proportionalen Verhältnis zur Körpergröße. Der große Arion empiricorum hat bedeutend kleinere Statocysten als die kleine Helix arbustorum, vielleicht, weil die größere Kriechfläche an sich die Raumorientierung erleichtert und ein Kippen des Körpers unmöglich macht.

Im histologischen Aufbau ist zunächst überall eine bindegewebige Hülle von der eigentlichen Statocystenwand zu unterscheiden.

Erstere ist im Allgemeinen bei Paludina und den Pulmonaten gleichartig aufgebaut: sie besteht aus einer in der Schichtzahl und Festigkeit der Fasern wechselnden bindegewebigen Umhüllung, die bei Paludina von Muskelfasern überzogen wird, welche wahrscheinlich die Spannung der Statocystenoberfläche regulieren helfen. Die Bindegewebsfasern sind zusammen mit ihren Kernen in die Länge gezogen und schließen sich in ihrer Lagerung der Wölbung der Statocyste eng an.

In der Statocystenwand lassen sich drei Zellformen unterscheiden: Riesenzellen, Syncytialzellen und Blasenzellen. — Die Riesenzellen, deren in jeder Statocyste rund 10 vorhanden sind, liegen bei den Pulmonaten zerstreut in der Statocystenwand und sind mehr oder weniger deutlich amöbenartig mit pseudopodienähnlichen Fortsätzen gestaltet. Sie sind charakterisiert durch ihr Plasma, das neben vielen stark färbbaren Körnchen einen großen linsenförmigen Kern enthält, der noch zahlreiche Chromatinkörnchen und ein kugeliges Kernkörperchen besitzt. Bei Paludina unterscheidet sich die Riesenzelle von den übrigen Zellen sehr

wenig, durch einen regelmäßig gestalteten Kern mit einem Kernkörperchen und durch den Besitz kleiner Vakuolen. Ihre Lage ist wie bei den Pulmonaten unbestimmt, ihre Zahl schwankt und läßt sich auch nicht ganz genau feststellen, ihre Form ist nicht amöbenartig, sondern polygonal.

Die zweite Zellform, die Syncytialzellen sind entstanden aus Verschmelzung zahlreicher kleinerer Zellen unter Verschwinden der Zellgrenzen, aber unter Beibehaltung der Kerne. Die Syncytialzellen bilden die Hauptmasse der Statocystenwand, in der die anderen Zellelemente wie Inseln sich ausnehmen. Ihr Plasma enthält viele färbbare Körnchen und zahlreiche unregelmäßig gestaltete chromatinreiche Kerne ohne Kernkörperchen. Paludina nimmt auch hierbei eine Sonderstellung ein, insofern als bei ihr die Syncytialzellen noch nicht zu einem Syncytium verschmolzen, sondern noch selbständig sind und kleine Vakuolen besitzen.

Die Blasenzellen sind charakterisiert durch ein körnchenreiches Plasma, das bald kleinere, bald größere Vakuolen enthält, außerdem chromatinhaltige Kerne ohne Kernkörperchen. Bei Paludina fehlt dieses 3. Zellelement vollständig, doch haben dafür die beiden anderen Zellformen kleine kugelförmige Vakuolen. Es läßt sich vermuten, daß die Vakuolen zur Aufspeicherung der von den Blasenzellen gelieferten Statolithensubstanz dienen.

Zwischen den Riesenzellen- und Syncytialzellenkernen bestehen bei einigen Formen bestimmte, hier deutlich, dort weniger leicht erkennbare Lagebeziehungen, und zwar lagern sich bei Arion, Helix arbustorum und Helix pomatia die Syncytialkerne in mehr oder weniger vollständigem Kreise um die Riesenzellen. Dese Lagerung ist am spezialisiertesten bei Arion empiricorum, so daß auch hierin die Nacktschnecken eine höhere Stufe der Entwickluug darstellen.

Alle drei Zellelemente sind nach dem Innern der Statocyste zu mit Flimmerhärchen bedeckt, die bei dem einzelnen Individuum stets gleich lang sind und am dichtesten bei Arion, am dünnsten bei Paludina stehen.

Die enge Verkettung der drei Zellformen geschieht bei den Pulmonaten in der Weise, daß die einzelnen Zellelemente sich mit den Rändern übereinander schieben, und daß die Riesenzellen mit ihren mehr oder weniger ausgeprägten pseudopodienartigen Fortsätzen in die beiden anderen Zellformen eingreifen. Bei

Paludina ist ein gewöhnliches Pflasterepithel vorhanden, in dem die Zellwände bald gerade, bald schräg aneinander stoßen.

Alle Statocysten sind mit einer farblosen Flüssigkeit erfüllt, in der die Statolithen frei schweben, und zwar in um so größerer Menge, je kleiner sie sind. Am deutlichsten zeigt dies ein Vergleich zwischen Limnaea stagnalis und Paludina vivipara; denn erstere hat etwa 650—700 Statolithen, die aber nur 12—13 μ lang sind, letztere enthält nur etwa 200 Statolithen, die aber die beträchtliche Länge von 100—120 μ erreichen. Bei allen von mir untersuchten Formen sind bei ausgewachsenen Tieren die Statolithen seitlich zusammengedrückt, im übrigen bald kreisrund, bald langgestreckt, oval, eiförmig, wetzsteinförmig. Immer lassen sie eine konzentrisch schalige Struktur erkennen, Paludina auch eine radiäre Streifung, und man darf wohl annehmen, daß auch die der Pulmonaten sie zeigen würden, wenn man die Statolithen bei genügend starker Vergrößerung betrachten könnte. Alle Statolithen sind stark lichtbrechend und machen so selbst die kleinsten Statocysten für das Auge sichtbar. Bei allen untersuchten Formen kommen neben den einzelnen Statolithen auch solche vor, die aus zwei, drei, vier Statolithen zusammengesetzt sind, von denen aber jeder einzelne Teil wie ein selbständiger Statolith gebildet ist. — Die mikrochemische Untersuchung ergab, daß die Statolithen aus kohlensaurem Kalk ($CaCO_3$) bestehen. — Die Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskop zeigte, daß die Statolithen doppelbrechend sind.

Der Statocystennerv setzt bei Paludina und den Pulmonaten schwach trichterförmig erweitert an die Statocyste an, verengt sich bald, nachdem er die Statocyste verlassen hat, erweitert sich dann wieder und läuft in gleichmäßiger Stärke zwischen Cerebropedal- und Cerebrovisceralcommissur zum Cerebralganglion, in dem er seine Wurzel hat. Er ist bei allen untersuchten Formen hohl, was sich besonders bei jüngeren Tieren leicht dadurch beweisen läßt, daß es gelingt, die Statolithen in den Hohlraum des Nerven hineinzudrängen. Auch Schnittbilder liefern mehr oder weniger deutlich den Beweis dafür und lassen die genauere Struktur des Nerven sehen. Es besteht im inneren Aufbau des Nerven bei allen Formen insofern eine Übereinstimmung, als der Nerv sich aus zahllosen feineren und gröberen Nervenfasern zusammensetzt, die in der Richtung des Gesamtnerven verlaufen, sich an der Mündung des Nerven in die Stato-

cyste strahlenförmig nach allen Seiten ausbreiten und die benachbarten Zellelemente innervieren. Die Übereinstimmung zeigt sich ferner darin, daß zwischen den Nervenfasern die Kerne des Nerven liegen, die in ihrem Chromatinreichtum und in ihrer unregelmäßigen Gestalt an die Syncytialkerne erinnern. Es kommen aber bei einigen Formen auch langgestreckte Kerne vor. Alle Nervenmündungsstellen sind mit Flimmerhärchen besetzt wie die übrige Statocystenwand.

Im Gegensatz zu den vor mir von anderen gemachten Beobachtungen stehen die folgenden von mir gefundenen Tatsachen.

1. Leydig sagt, die Statocyste sei nicht immer kugelrund, sondern habe die Form zweier aufeinander gelegter Urglasschalen mit starker Wölbung. Ich fand, daß die Statocysten aller von mir untersuchten Schneckenformen in unverletztem Zustand kugelförmig sind.

2. Eine der „macula acustica“ der Pterotrachea vergleichbare wulstig verdickte Stelle gegenüber dem Nerveneintritt findet sich bei den von mir untersuchten Gastropoden nicht, wohl aber an beliebigen Stellen wulstige Verdickungen, die im Zusammenhang mit den Vakuolen der Blasenzellen oder mit den Riesenzellen stehen und in vielen Statocysten mehrfach auftreten.

3. Es sind niemals nur etwa drei Zellen mit großen Kernen vorhanden (Leydig), sondern stets mehr, etwa 9—12. Auch sind die Kernkörperchen der Riesenzellen nicht spindelförmig, wie Leydig angibt, sondern stets kugelrund.

Literaturverzeichnis.

1) ALLMANN, On the anatomy of Actaeon, Annals of nat. hist. Vol. XVI, 1845.

2) BÖHMIG, L., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden, Jnaug. Dissert. Leipzig 1883.

3) BOLL, F., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. V.

4) CLAUS, C., Das Gehörorgan der Heteropoden, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XII, 1876.

5) —, Über den akustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XV, 1876.

6) DELAGE, Y., Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice, Arch. de zool. expérim 2. Série Bd. V, 1887.

7) DELLE CHIAJE, Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore, Tomo primo, Napoli 1841.

8) EYDOUX und SOULEYET, Mitteilungen, Frorieps neuen Notizen No. 174, 1838.

9) GEGENBAUR, C., Grundzüge zur vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. 1870.

10) —, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1855.

11) HANCOCK und EMBLETON, On the anatomy of Eolis, Annals of. nat. hist. Vol. XV, 1845.

12) —, On the anatomy of Doris, Philos. Transact. 1852.

13) HUXLEY, TH., On the morphology of the cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda etc., Philosoph. Transactions 1853.

13a) JHERING, H., von, Die Gehörwerkzeuge der Mollusken, Erlangen 1876.

14) ILYIN, P., Das Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheïdae, Centralblatt f. Physiologie, Bd. XIII, 1900.

15) LACAZE-DUTHIERS, H., Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques, Arch. de zool. expérim., Vol. I, 1872.

16) —, Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes), Arch. de zool. expérim, Bd. I, 1872.

17) —, Mémoire sur les organes de l'audition (otolithes) de quelques animaux invertébrés, 1868.

18) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen, Teil III, 1, Mollusca, 1907.

19) Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 2. Aufl.

20) Leuckart, R., Zoologische Untersuchungen, Heft 3, 1863.

21) Leydig, F., Über Paludina vivipara, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. II, 1850.

22) —, Über das Gehörorgan der Gasteropoden, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. VII, 1871.

23) —, Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. I.

24) —, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. III, 1863.

25) Milne Edwards, H., Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes, Ann. des sc. nat. Zool., Bd. IX, 1848.

26) Moquin-Tandon, Histoire naturelle des Mollusques de France, Bd. VI, 1855.

27) Nabias, B. de, Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des gastéropodes, Bordeaux, 1894.

28) Owsjannikow und Kowalewsky, Über das Zentralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden, Mém. de l'Acad. de St. Petersbourg, 1867.

29) Plate, L., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden, Zool. Jahrb. Bd. XI, 1898.

30) Pouchet, Note sur le développement des Limnées, Ann. des sciences naturelles, 1838.

31) Quatrefages, Mémoire sur l'Eolidine paradoxale und Mémoire sur les Gastéropodes Phlébentérés, Ann. des sc. nat., Bd. XIX, 1843 und Bd. XX, 1844.

32) Ranke, J., Der Gehörgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea, Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl. zu Bd. XXV, 1875.

33) —, Das akustische Organ im Ohre der Pterotrachea (Erwiderung an Claus), Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XII, 1876.

34) Schmidt, A., Beiträge zur Malakozoologie, Berlin 1857 (1856).

35) Schneider, K. C., Vergleichende Histologie, Jena 1903, G. Fischer.

36) Simroth, Mollusken, Teil: Pulmonaten, Lieferung 105—108. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 1909.

37) Solger, B., Zur Kenntnis des Gehörorgans von Pterotrachea, Schrift. d. Naturf. Gesellschaft in Danzig, 1899, Bd. X. Neue Folge.

38) Tschachotin, S., Die Statocyste der Heteropoden, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XC, 1908, 5. Teil. (Siehe dessen Literaturangabe.)

39) Verworn, M., Gleichgewicht und Otolithenorgan, Pflügers Arch. Bd. I, 1891.

Erklärung der Abbildungen.

a den Syncytialzellen analoge Zellen
a_1, a_2 anormale Statolithengebilde
b Blasenzelle
bk Blasenzellenkern
est Einzelstatolith
fh Flimmerhärchen
h Hülle
hf Hüllfasern
hk Hüllenkerne
kk Kernkörperchen
m Muskel
mu Mündung des Nerven
n Nerv
nf Nervenfibrille
nh Nervenhohlraum
nk Nervenkern
nl Nervlumen
nst normaler Statolith
p Pigmentkörnchen
ps pseudopodienähnl. Fortsatz
r Riesenzelle
rk Riesenzellenkern
rk_1 den Riesenzellenkernen analoger Kern
s Syncytialzelle
s_1 Syncytialzellen analog
sk Syncytialzellenkern
sk_1 den Syncytialkernen analoger Kern
stw Statocystenwand
v Vakuole
ve.st Verengte Stelle des Nerven
v. st Viellings-Statolith
x sich über die Riesenzelle schiebender Syncytialkern.

Tafelfiguren.

Fig. 1. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Paludina vivipara. Vergr. 950 : 1.

Fig. 2. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Paludina vivipara. Vergr. 400 : 1.

Fig. 3. Teil der Statocystenwand und der Statocystenhülle von Paludina vivipara. Vergr. 950 : 1.

Fig. 4. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Limnaea stagnalis Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch die Statocystenwand und den Nerv von Limnaea stagnalis. Vergr. 400 : 1.

Fig. 6. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Planorbis corneus Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 7. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Planorbis corneus Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 8. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Planorbis corneus Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 9. Längsschnitt durch den Statocystennerv und einen Teil der Statocystenwand von Planorbis corneus. Vergr. 950 : 1.

Fig. 10. Flächenschnitt durch die Statocyste von Helix pomatia Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 11. Schnitt durch den Nerv (längs) und einen Teil der Statocystenwand von Helix pomatia. Vergr. 950 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch einen Teil der Statocystenwand (Blasenzelle) und Statocystenhülle von Helix arbustorum LINNÉ. Vergr. 950 : 1.

Fig. 13. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Helix arbustorum. Vergr. 400 : 1.

Fig. 14. Schnitt durch den Nerv und einen Teil der Statocystenwand von Helix arbustorum. Vergr. 950 : 1.

Fig. 15. Flächenschnitt durch die Statocyste von Arion empiricorum FÉRUSSAC. Vergr. 950 : 1.

Fig. 16. Nach einem gefärbten Totalpräparat. Regelmäßige Lagerung der Syncytialkerne um die Riesenzellen von Arion empiricorum. Vergr. 400 : 1. *a* erste, *b* zweite Einstellung des Mikroskopes.

Fig. 17. Flächenschnitt durch die Statocyste von Arion empiricorum. Vergr. 400 : 1.

Fig. 18. Schnitt durch den Nerv (längs) und einen Teil der Statocystenwand von Arion empiricorum. Vergr. 950 : 1.

Vorliegende Arbeit entstand im zoologischen Institut der Universität Jena auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. JOHANNES MEISENHEIMER. Ihm bin ich für seine freundliche Unterstützung, die er mir jederzeit durch Rat und Tat zuteil werden ließ, zu großem Danke verpflichtet, den ich ihm auch an dieser Stelle abstatten möchte.

Über das Vorkommen von Distomum acutum Leuck. bei Putorius putorius L.

Von

Lothar Pohl

Präparator am Königl. Zoolog. Institut der Universität Breslau.

Mit Tafel XXVI und 1 Figur im Text.

Im November 1838 und im gleichen Monat des Jahres 1839 fand LEUCKART[1]) in den Stirnhöhlen und dem Labyrinth des Siebbeines in zwei Fällen bei Putorius putorius ein Distomum, das damals noch nicht bekannt und wegen des Ortes seines Vorkommens höchst interessant war. Er nannte es Distomum acutum wegen seiner zugespitzten Körperform und charakterisiert es folgendermaßen: „Corpore tereti ovato, antice crassiore, rotundato-obtuso, postice attenuato, acuto; poris orbicularibus, poro antico (ore) parum prominente„ poro ventrali majore, collo nullo.

Hab: in sinubus frontalibus et in labyrintho ossis ethmoidei Mustelae Putorii."

Neue Beobachtungen über diese interessanten Parasiten sind bis zum Jahre 1890 allem Anscheine nach nicht gemacht worden; so zitieren DUJARDIN[2]) und LINSTOW[3]) auch nur die Angaben LEUCKARTS (l. c.).

Erst im Jahre 1890 veröffentlicht R. MONIEZ[4]) wieder einige Beobachtungen über Distomum acutum. Nach seinen

---

1) FR. SIGISMUND LEUCKART, Zool. Bruchstücke III. Helminthologische Beiträge, p. 33. Freiburg 1842.

2) M. FELIX DUJARDIN, Histoire Naturelle des Helminthes, p. 439. Paris 1845.

3) O. VON LINSTOW, Compendium der Helminthologie, p. 39, Hannover 1878.

4) R. MONIEZ, Sur un parasite, qui vit dans l'os ethmoide et dans les sinus frontaux du Putois. Rev. biolog. du Nord de la France II. ann., p. 242, Lille 1890.

Angaben kommen diese Distomen bis zu 30 Stück in den Stirnhöhlen des Iltis vor und verursachen Krankheitserscheinungen, die sich durch Kieferkrampf und Hervortreten der Augen bemerkbar machen.

In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, wo auch die Angaben von Leuckart[1]) und Moniez (l. c.) zitiert werden, finden wir folgenden Passus über diesen Parasiten: „Endlich bleiben noch einige besondere Fälle übrig, von denen vielleicht der eine oder der andere wird zu streichen sein, wenn es sich herausstellen sollte, daß „Verirrungen" vorliegen, wie solche besonders für den Leberegel im Menschen bekannt geworden sind. Wir registrieren: Distomum acutum (Leuck. 224) aus den Stirnhöhlen von Mustela putorius."

Seitdem sind wie es scheint keine neuen Beobachtungen gemacht worden und es dürfte daher nicht uninteressant sein, über fünf weitere Fälle zu hören.

Zur Untersuchung kamen die frisch abgebalgten Schädel von zwei alten und einem erwachsenen jüngeren Männchen, sowie die Schädel zweier alter Weibchen von Putorius putorius L. Alle fünf sind in Eibelshäuserhütte bei Eibelshausen in Hessen-Nassau an den Ausläufen eines Niederwaldes, dem sog. „Hausberge" gefangen und die Kadaver unverzüglich dem zoologischen Institute in Breslau übermittelt worden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Jul. Conrad in Eibelshäuserhütte für die liebenswürdige Übersendung dieser Iltisse meinen besten Dank auszusprechen.

Die Befunde an den Schädeln sind nun folgende:

Männchen ad Nr. I (30), 21. Januar 1910 (Fig. 1).

An dem von der Haut befreiten Schädel sind in der vorderen Hälfte der Stirnbeine beiderseits ausgedehnte, nur noch vom Periost verschlossene Perforationen des Knochens zu bemerken, die die Siebbeinmuskel z. T. freilegen. Die Zerstörungen des Knochens erstrecken sich von den bereits verletzten Postorbitalfortsätzen nach vorn bis zur Grenze der Nasen- und Oberkieferbeine. Das rechte Stirnbein zeigt eine umfangreichere Zerstörung als das linke, bei dem aber der noch erhaltene Knochen äußerst

1) Bd. IV, p. 877. Leipzig 1879—1893.

dünn und von spongiöser Beschaffenheit ist. Beide Perforationen sind durch eine noch gut erhaltene mediane Knochenbrücke voneinander getrennt.

Weibchen ad Nr. II (31), 21. Januar 1910.

Der Befund ist ähnlich wie bei Nr. I, nur daß hier die beiderseitigen Zerstörungen der Stirnbeine von den noch gut erhaltenen Postorbitalfortsätzen, von denen der linke aber bereits eine kleine Perforation aufweist, nach hinten gelegen sind. Die Löcher in den Stirnbeinen sind aber hier noch sehr klein und stehen dicht zusammen, damit dem Knochen ein siebartiges Aussehen gebend. In den noch erhaltenen und nach außen geschlossenen Stirnhöhlen standen auf dem sie auskleidenden Epithel eigentümliche, äußerst feine haarartige Gebilde, die an ihrem freien Ende kleine, glashelle Knöpfchen trugen. Außer Distomum acutum fanden sich hier noch zwei Exemplare eines Nematoden vor, die als Filaroides mustelarum v. Bened. bestimmt werden konnten.

Weibchen ad Nr. III (50), 15. Dezember 1911 (Fig. 2).

Die Stirnbeine sind hier innerhalb der beiden Umgrenzungsleisten der Schläfengrube okzipitalwärts bis zu ihrer Vereinigung zur Crista sagittalis und nasalwärts bis zu den Nasen- und Oberkieferbeinen vollständig zerstört. Die Siebbeinmuscheln liegen in großer Ausdehnung frei, und man sieht auf Fig. 2 recht gut noch einige der Parasiten verschiedener Größe in situ: Vorn rechts, in der Gegend des Orbitalfortsatzes vier kleinere und an der Vereinigungsstelle der beiden Begrenzungsleisten der Schläfengrube zwei größere Exemplare. Die übrigen sichtbaren Distomen wurden für spätere histologische Untersuchungen konserviert.

Männchen med. Nr. IV (51), 6. Dezember 1911 (Fig. 3).

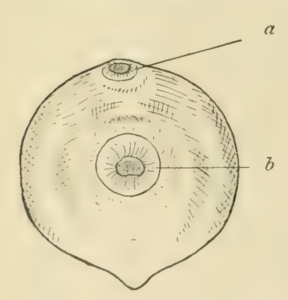
An vorliegendem Schädel sind die Zerstörungen der Stirnbeine umfangreicher als bei den vorhergehenden. Sie erstrecken sich hier über die vorderen zwei Drittel und ziehen auch den hinteren Teil der Nasen- und Oberkieferbeine in Mitleidenschaft. Die Verletzungen treten als annähernd kreisrunde Perforationen auf, die durch schmale Knochenbrücken von spongiöser Beschaffenheit voneinander getrennt sind. Seitwärts erstrecken sich die Zerstörungen bis in die Augenhöhlen und in die Schläfengruben.

Männchen ad Nr. V (52), 23. Dezember 1911 (Fig. 4).

Am umfangreichsten sind die Stirnbeine an diesem Schädel zerstört. Hier erstrecken sich die, durch die Anwesenheit der Distomen verursachten Verletzungen nicht nur über die gesamten Stirnbeine, sondern haben auch noch, am Sagittalkamme okzipitalwärts laufend, einen kleinen Teil der Scheitelbeine ergriffen. Nasalwärts gehen die Perforationen im großen Umfange in die Nasen- und Oberkieferbeine über. In der Augenhöhle und der Schläfengrube sind beiderseits weitgehende Zerstörungen der Stirnbeine festzustellen, die auf der rechten Seite bis an das Tränenbein und das Orbitosphenoid heranreichen, auf der linken auch einen Teil des Tränenbeines ergriffen haben.

Vorstehende Befunde zeigen, daß die durch Distomum acutum hervorgerufenen Zerstörungen des Knochens sich vorwiegend auf die Stirnbeine erstrecken, aber auch angrenzende Knochenpartien in Mitleidenschaft ziehen, ohne diese aber in weiterem Umfange anzugreifen. Der eigentliche Aufenthalt der Distomen sind die Sinus frontales. In dem Siebbeinlabyrinth konnte ich, entgegen den Angaben Leuckarts keine Parasiten auffinden, und nur oberflächlich saßen sie nach Zerstörung der inneren Sinuswände dem Ethmoturbinale auf. Eine Verletzung der Siebbeinmuscheln konnte ich nirgends konstatieren und wo auf den Abbildungen eine solche zu sehen ist, handelt es sich um künstliche, die durch das Präparieren der Schädel entstanden sind.

Die einzelnen Individuen von Distomum acutum (s. Textfig. 1) haben eine mehr oder weniger kugelrunde Gestalt, die am hinteren Ende die Form einer abgesetzten kegelförmigen Spitze annimmt. Die Ventralseite, die in der Sagittalebene etwas muldenförmig vertieft ist, trägt fast in der Mitte einen großen, annähernd kreisrunden Bauchsaugnapf (Textfig. 1*b*). Der Mundsaugnapf (Textfig. 1*a*) liegt subterminal, ist etwas vorstehend und seine Öffnung ein klein wenig ventralwärts gerichtet. Die häutige Hülle ist fest und undurchsichtig und auf ihrer Oberfläche mit zahlreichen Protuberanzen besetzt, aus denen kurze borstenförmige Gebilde herauszuragen scheinen. Die Größe der einzelnen Distomen schwankt zwischen 2 und 3 mm. Anscheinend



Textfig. 1. Distomum acutum Leuck.

treten diese Parasiten sehr selten auf, da, wie schon eingangs erwähnt wurde, seit den Beobachtungen LEUCKARTS (l. c.) im Jahre 1842, nur noch MONIEZ (l. c.) im Jahre 1890 darüber berichtete. Es ist aber ganz gut möglich, daß sie nur übersehen worden sind.

Auch ist es nicht ausgeschlossen, daß diese Distomen eine lokale Verbreitung haben, zumal ich in allen fünf Fällen, in denen Iltiskadaver von der einen Stelle aus Hessen-Nassau in meine Hände kamen, jene Parasiten vorfand. An keinem der 55 Iltisschädel umfassenden Sammlung des hiesigen Institutes, die vorwiegend schlesisches Material beherbergt, waren Symptome vorhanden, die auf die Anwesenheit von Distomum acutum schließen ließen. Es zeigten sich an ihnen überhaupt keine parasitären Verletzungen bis auf einen, der hinter den Postorbitalfortsätzen rechts eine blasenartig aufgetriebene Stelle aufwies, in der sich Filaroides mustelarum v. BEND. vorfand. Diesen Nematoden fand ich ein zweites Mal, wie schon erwähnt wurde, neben Distomum acutum im Schädel Nr. II, während er bei Ictis nivalis L. des öfteren unter denselben Krankheitsmerkmalen am Schädel angetroffen wurde. Einige der blasenartig aufgetriebenen Stellen waren hier auch perforiert. Niemals aber erreicht die Zerstörung der Stirnbeine eine solche Ausdehnung, wie bei Anwesenheit von Distomum acutum.

Auch HENSEL[1]), der doch eine recht erhebliche Anzahl von Iltisschädeln (123 Stück) untersucht hat, konnte bei keinem derselben Beschädigungen nachweisen, die von Distomen herrühren könnten. Blasig aufgetriebene Stellen hinter den Postorbitalfortsätzen, die an Schädeln von Ictis nivalis manchmal perforiert waren, hat er mehrmals aufgefunden. Diese rühren aber, wie wir gesehen haben, von Filaroides mustelarum her. HENSEL (l. c.) sagt bei der Erwähnung der Stirnhöhlen folgendes: „Diese Stirnhöhlen beherbergen oft Pentastomen, durch deren Einfluß der Knochen mehr oder weniger blasig aufgetrieben wird. Bei F. putorius kommt es wegen der Dicke der Knochenlamelle und der Geräumigkeit der Stirnhöhlen selten zu einer vollständigen Resorption der Außenwand des Knochens, oft aber bei dem viel kleineren F. vulgaris, dessen Stirnbeine hier zuweilen große

1) REINHOLD HENSEL, Kraniolog. Studien. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol., Vol. XLII, pag. 139. Halle 1881.

Lücken zeigen, welche natürlich im Leben durch Periost geschlossen sind."

Wir haben also hier dieselben Merkmale vor uns, wie sie am Schädel bei Anwesenheit von Filaroides auftreten und da Hensel[1]) nur bei einem marzerierten Schädel einige Hautfetzen den defekten Stirnhöhlen entnommen hat, dürfte wohl seinerseits ein Irrtum vorliegen und nicht Pentastomum, sondern Filaroides die Zerstörung verursacht haben. Wenigstens ist Pentastomum noch niemals in den Stirnhöhlen eines marderartigen Raubtieres gefunden worden.

1) l. c. p. 167.

Jahresbericht
der
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena
für das Jahr 1911 erstattet von
Carl Pulfrich.

I. Sitzungen.

Im Jahre 1911 fanden 14 Gesamtsitzungen mit 16 Vorträgen, außerdem 12 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 30 Vorträgen und 40 Demonstrationen statt.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 13. Januar.

Herr Marc: Über die Eigenschaften der Grenzflächen kolloïder und kristalloïder Stoffe.

2. Sitzung am 3. Februar.

Herr Staatsrat Dr. Vollert, als Gast: Johann Schröter, der erste Mediziner und Rektor der Universität Jena.

3. Sitzung am 17. Februar.

Herr v. Eggeling: Über den Aufbau der Skeletteile.

4. Sitzung am 26. Februar.
Im kleinen Saale des Volkshauses.

Herr Dr. Comandon aus Paris, als Gast: Mikroskopische und ultramikroskopische Kinematographie. (Vorführung lebender Bakterien u. dgl.)

5. Sitzung am 5. Mai.

Herr Ambronn: Über das optische Verhalten des Zelluloids.

6. Sitzung am 19. Mai.

Herr Lehmann: Neue Versuche über Lumineszenz (mit Demonstrationen).

7. Sitzung am 16. Juni.

Herr Wittmaack: Einige neue Forschungsergebnisse im Bereiche des inneren Ohres.

8. Sitzung am 30. Juni.

Herr Dürck: Über die Pest (mit Demonstrationen).

9. Sitzung am 14. Juli.

Herr Plate: Über Vererbung (mit Demonstrationen).

10. Sitzung am 28. Juli.

Herr Pulfrich: Über die Anwendung der messenden Stereoskopie zur automatischen Herstellung von Schichtenplänen und Karten (mit Demonstrationen).

11. Sitzung am 3. November.

Herr Strohmayer: Die Vererbung der Habsburger Lippe (mit Vorführung von Projektionsbildern).

Herr Pulfrich: Vorführung einer nach dem stereo-photogrammetrischen Verfahren hergestellten Büste.

12. Sitzung am 17. November.

Herr Pauli: Über Phosphoreszenz (mit Demonstrationen).

13. Sitzung am 1. Dezember.

Herr v. Klemperer: Über einen Apparat zur Beurteilung der Lichtechtheit von Färbungen.

Herr Linke: Über die psychologischen Grundlagen der Kinematographie.

14. Sitzung am 15. Dezember.

Herr Brünings: Über den sogenannten Gleichgewichtssinn beim Menschen (mit Demonstrationen).

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Privatdozent Dr. Bennecke.)

1. Sitzung am 19. Januar.

Herr Wittmaack: Über otogene Septiko-Pyämie mit Krankenvorstellung.

Herr Trembur: Zur Behandlung der Sepsis durch Kollargol (Krankenvorstellung).

Herr Krüger: Demonstrationen:

a) Intrathorakale Strumen.
b) Seltene Fälle von Appendizitis.
c) Ein Fall von Rhinophym.

Herr Bennecke: Über unsere bisherigen Erfahrungen mit Vasotonin.

Herr Lommel: Dasselbe.

2. Sitzung am 2. Februar.

Pathologie und Symptomatologie des Bogengangsapparates mit Demonstrationen.

Herr LAUROWITSCH: Der Menièresche Symptomenkomplex.

Herr BRÜNINGS: Funktionelle Prüfungsmethoden des Bogengangsapparates.

Herr WITTMAACK: Diagnostik spezieller Erkrankungsprozesse im Bereiche des Bogengangsapparates und seiner zentralen Bahnen.

3. Sitzung am 16. Februar.

Herr HENKEL: Vorstellung von zwei operierten Kranken.

Herr STOCK: Diskussionsbemerkungen zu den Vorträgen über Pathologie und Symptomatologie des Bogengangsapparates.

Herr MEYER-STEINEG: Chirurgisches und Ophthalmologisches aus der Antike mit Demonstrationen.

Herr HESSE: Über Retentionen mit Demonstrationen.

Herr FREY: Anteil der Filtration an der Harnbereitung.

4. Sitzung am 2. März.

Herr STINTZING: Demonstrationen.
a) Zur Syringomyelie.
b) Radialislähmung.

Herr REICHMANN: Wiedervorstellung des Kranken mit Rückenmarkstumor.

Herr SCHRÖTER: Die Bedeutung der Wassermannschen Reaktion. (Bericht über 1300 Fälle.)

Herr SCHÖNHALS: Über Wassermannsche Reaktion.

5. Sitzung am 4. Mai.

Herr STINTZING: Traumatische Plexuslähmung (Krankenvorstellung).

Herr BUSSE: Röntgenbehandlung von Myomen.

Herr SPIETHOFF: (Krankenvorstellung.)
a) Lupus erythematosus acutus febrilis
b) Pemphigus vegetans
c) Morbus Darrier

Herr RIETH: Ein Fall von juveniler Paralyse.

Herr BENNECKE: Fall von akuter Blasenlähmung und Bericht über Behandlung der Retintio urinae mit Glyzerininjektionen.

6. Sitzung am 18. Mai.

Herr LEXER: a) Chirurgie des Ösophagus.
b) Sehnentransplantation.

Herr BAUER: Prostatahypertrophie.

Herr EDEN: Seltene Ganglien.

Herr RÖPKE: Myelogenes Sarkom des Radius. Defektersatz aus der Ulna.

Herr KRÜGER: a) Beckenechinococcus.
b) Rhinophym.

Herr REHN: a) Hornbolzung.
b) Epiphysenverpflanzung.

7. Sitzung am 15. Juni.

Herr Hesse: Zur Diagnose und Therapie der Kiemenfistel.
Herr Lommel: a) Bantische Krankheit.
b) Chylurie.
Herr von der Heyde: Experimentelle Untersuchungen über den Geburtseintritt.

8. Sitzung am 29. Juni.

Herr Henkel: Demonstrationen.
Herr Krüger: Über Spornbildungen am Ellenbogen.
Herr Wittich: a) Über epitheliale Riesenzellen in der Niere.
b) Über tumoröse Wirbelkaries.
Herr Zange: Beitrag zur Pathologie der professionalen Schwerhörigkeit mit pathologisch-anatomischen Demonstrationen.

9. Sitzung am 13. Juli.

Herr Erggelet: Amyloid der Conjunctiva.
Herr Stock: Demonstration neuer Instrumente: Gullstrandscher Augenspiegel, Nagels Anomaloskop, Tonometer nach Schiötz.
Herr Hegner: Sehnervenveränderungen bei Blutverlust.
Herr Stock: Augenveränderungen bei Leukämie.

10. Sitzung am 9. November.

Herr Hesse: Krankenvorstellung.
Herr Wrede: Demonstrationen.
Herr Stütz: Sogen. atypische Gewebsformationen im häutigen Labyrinth.
Herr Zange: Über einen anatomischen Befund im Labyrinth bei Kleinhirntumor (Brückenwinkel).

11. Sitzung am 23. November.

Herr Lexer: Vorstellung.
Herr Lommel: Demonstrationen.
Herr Reighmann: Zur Technik der Lumbalpunktion und der Untersuchung des Liquor Cerebrospinalis.
Herr Zabel: Krankenvorstellung
a) Plexuslähmung nach Vaccination.
b) Elephantiasis Lymphangiektatica.
Herr Schemensky: Über symmetrische Lipomatose.

12. Sitzung am 7. Dezember.

Herr Wittich: Über einen Fall von Cysticercus im Auge.
Herr Stock: Über Tuberkulose des Auges.
Herr Rieth: a) Über Aphasie mit Krankenvorstellung.
b) Zwei Fälle von traumatischer Nervenlähmung.
Herr Wrede: Über Köhlersche Krankheit.

II. Bibliothekarischer Bericht.

In den Tauschverkehr der Gesellschaft ist neu aufgenommen: American Microscopical Society.

Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Verzeichnis der im Jahre 1911 im Schriftenaustausch oder als Geschenk eingegangenen Veröffentlichungen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Zentralblatt.
2)	„	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte. Archiv für Biontologie.
3)	Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4)	„	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6)	Erlangen	Physikalisch-medizinische Sozietät	Sitzungsberichte.
7)	Frankfurt a. M.	Senkenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8)	„	„ „ „	Berichte.
9)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Acta nova.
11)	„	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12)	„	Thüringisch-Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein	Zeitschr. f. Naturwissenschaften.
13)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14)	„	„ „	Verhandlungen.
15)	Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichungen.
16)	Jena	Dr. Fischer	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik usw.
17)	„	„ „	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Ontogenie usw.
18)	Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen
19)	Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
20)	Leipzig	W. Engelmann	Morphol. Jahrb.
21)	Magdeburg	Museum für Natur- und Heimatkunde	Abhandlungen u. Berichte.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
22)	München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
23)	„	„ „	Sitzungsberichte.
24)	„	„ „	Festreden.
25)	Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
26)	Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
27)	„	„ „ „	Verhandlungen.
		Österreich-Ungarn.	
28)	Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
29)	Hermannstadt	Siebenbürgischer Verein für Naturwissenschaften	Verhandlungen u. Mitteilungen.
30)	Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
31)	„	„ „ „	Katalog Literatury Naukowej Polskiej.
32)	Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
33)	„	„ „	Jahresberichte.
34)	Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
35)	„	„ „	Sitzungsberichte.
36)	„	„ „	Anzeiger.
37)	„	„ „	Mitteilungen der Erdbeben-Kommission
38)	„	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
39)	„	„ „	Verhandlungen.
40)	„	„ „	Abhandlungen.
41)	„	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.
		Schweiz.	
42)	Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
43)	„	„ „ „	Verhandlungen.
44)	„	„ „ „	Compte Rendu.
45)	„	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
46)	Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
47)	„	„ „ „	Mémoires.
48)	„	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.
		Italien.	
49)	Bologna	Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna	Memorie.
50)	„	„ „	Rendiconti.
51)	Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
52) Florenz	Società Botanica Italiana	Bullettino.
53) ,,	Società Entomologica Italiana	Atti.
54) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Memorie.
55) ,,	,, ,, ,, ,,	
56) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti. Rendiconti.
57) ,,	,, ,,	Mitteilungen.
58) ,,	Zoologische Station	Bullettino.
59) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
60) ,,	,, ,, ,, ,,	2) Processi verbali.
61) Portici	Laboratorio di zoologia generale e agraria	Bolletino.
62) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
63) Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
64) ,,	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
65) ,,	,, ,,	Atti.
66) ,,	,, ,,	Osservazioni meteorologiche.

Monaco.

67) Monaco	Musée océanographique	Bulletin.

Frankreich.

68) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
69) ,,	,, ,, ,,	Mémoires.
70) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
71) ,,	Faculté des Sciences	Annales.
72) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
73) ,,	,, ,, ,,	Bulletins.
74) ,,	Redaktion	L'Année Biologique.
75) ,,	Société de Biologie	Comptes Rendus.
76) ,,	Société zoologique de France	Mémoires.
77) ,,	,, ,, ,,	Bulletin.
78) Paris	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.
79) Rennes	Faculté des Sciences	Travaux scientifiques de l'Université de Rennes.
80) Villefranche sur-Mer (Alpes maritimes)	Laboratoire russe de Zoologie	Wissensch. Ergebnisse einer zoolog. Expedition. n. d. Beikalsee.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Belgien.	
81)	Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Bulletins.
82)	"	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Mémoires.
83)	"	" "	Mém. couronnés (8⁰).
84)	"	" "	Mém. cour. (4⁰).
85)	"	" "	Annuaire.
86)	"	Société entomologique	Annales.
87)	Löwen	Redaktion	La Cellule.
88)	Lüttich	"	Archives de Biologie.
		Holland.	
89)	Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
90)	"	" "	Verslagen.
91)	"	" "	Jaarboek.
92)	's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
93)	Haarlem	Musée Teyler	Archives.
94)	Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
95)	"	" "	Aanwinsten v. de Bibliothek.
96)	"	Redaktion	Botanisches Zentralblatt.
		Großbritannien.	
97)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
98)	"	" "	Proceedings.
99)	Dublin	R. Dublin Society	Economic Proceedings.
100)	"	R. Dublin Society	Scientific Proceedings.
101)	"	" "	Scientific Transactions.
102)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
103)	"	" "	Proceedings.
104)	"	R. Physical Society	Proceedings.
105)	London	Linnean Society	Transactions.
106)	"	" "	Journal.
107)	"	" "	Proceedings.
108)	"	R. Microscopical Society	Journal

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
109)	London	Royal Society	Philosoph. Transaktions.
110)	„	„ „	Proceedings.
111)	„	„ „	Year Book.
112)	„	„ „	Reports to the Malaria Committee.
113)	„	„ „	Reports to the Evolution Committee.
114)	„	„ „	Reports of the Committee for the investigation of mediterranean fever.
115)	„	Zoölogical Society	Transactions.
116)	„	„ „	Proceedings.
117)	„	„ „	List of Fellows.
118)	„	Redaktion	Annals and Magazine of Natural History.
119)	Oxford	„	Quarterly Journal of Microscopical Science.

Dänemark.

120)	Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter
121)	„	„ „ „	Oversigt.

Norwegen.

122)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
123)	„	„ „ „	Norsk Magazin.

Schweden.

124)	Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medicinskt Arkiv.
125)	„	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea.
126)	„	„ „ „	Förhandlingar.
127)	„	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
128)	„	„ „	Lefnadsteckningar.
129)	„	„ „	Arkiv för Botanik.
130)	„	„ „	„ „ Kemi.
131)	„	„ „	„ „ Mathematik.
132)	„	„ „	„ „ Zoologi.
133)	„	Nobelinstitut	Meddelanden.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
134)	Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
135)	„	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
136)	„	„	Läkare-Förenings Förhandlingar.
137)	„	„	Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt a. the White Nile 1901 Part 1.—4.
		Rußland.	
138)	Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta.
139)	„	„ „ „	Ofversigt.
140)	„	„ „ „	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
141)	„	„ „ „	Observations météorolog.
142)	„	„ „ „	Meteorologisches Jahrbuch für Finnland.
143)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
144)	„	„ „ „ „	Nouveaux Mémoires.
145)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
146)	„	„ „	Bulletin.
147)	„	„ „	Bibliothèque geolog. de la Russie.
148)	„	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
149)	„	„ „ „	Catalogue des livres publiés.
150)	„	Institut Impér. de Médecine expérimentale	Archives des Sciences biologiques.
		Afrika.	
151)	Kapstadt	Departement of Agriculture	Annual Report of the Geological Commission.
		Nordamerika.	
		I. Canada.	
152)	Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
153)	Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.

II. Vereinigte Staaten.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
154)	Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
155)	,,	,, ,, ,, Biological Laboratory	Memoirs.
156)	,,	Redaktion	Journal of experimental Zoölogy.
157)	Boston	Society of Natural History	Memoirs.
158)	,,	,, ,, ,, ,,	Proceedings.
159)	,,	,, ,, ,, ,,	Occasional Papers.
160)	Brooklyn	Museum of the Brooklyn Institute of Arts and Sciences	Memoirs of natural Sciences.
161)	Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
162)	,,	,, ,, ,, ,,	Annual Report.
163)	,,	,, ,, ,, ,,	Bulletins.
164	,,	Redaktion	The American Naturalist.
165)	Cincinnati	Lloyd Library	Bulletin of the Lloyd Library of botany, pharmacy and materia medica.
166)	Decatur (Ill.)	American Mikroscopical Society	Transactions.
167)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
168)	,,	Academy of Science	Transactions.
169)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
170)	,,	Redaktion	The Americ. Journal of Science.
171)	,,	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
172)	Tufts College (Mass.)		Studies.
173)	Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
174)	,,	,, ,, ,,	Special Bulletins.
175)	,,	,, ,, ,,	Proceedings.
176)	,,	Smithsonian Institution	Report.
177)	,,	U. S. Geological Survey	Bulletins.
178)	,,	,, ,, ,,	Annual Reports.
179)	,,	,, ,, ,,	Monographs.
180)	,,	,, ,, ,,	Mineral Resources.
181)	,,	,, ,, ,,	Professional Paper.
182)	,,	Carnegie Institution	Publications.

	Ort:	Name der Gesellschaft: oder der Redaktion	Schriften:

Südamerika.

I. Chile.

183)	Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.

II. Argentinien.

184)	Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.

III. Brasilien.

185)	S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
186)	„	„ „	Catalogos da Fauna Brazileira
187)	„	„ „	Notas preliminares.
188)	Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.

Australien.

189)	Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
190)	„	„ „ „ „	Transactions.
191)	Sydney	The Australian Museum	Records.
192)	Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
193)	„	„ „ „ „ „ „	Abstracts of Proceedings.
194)	„	Linnean Soc. „ „ „ „	Proceedings.
195)	„	Australasian Association	Report.

Japan.

196)	Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
197)	„	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
198)	„	Tōkyō Imperial University	Calendar.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1911:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XLVII, H. 1—4.
2) Denkschriften: SCHULTZE, Forschungsreise, Bd. V, Lieferung 1, (Denkschriften, Bd. XVII, Lieferung 1).

III. Kassenbericht,

erstattet vom II. Vorsitzenden L. Wolff.

Einnahmen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder .	808 M.	—	Pfg.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	36 „	—	„
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	1800 „	—	„
	2644 M.	—	Pfg.

Ausgaben:

Verwaltungskosten	274 M.	46	Pfg.
Druckkosten und Versand der Jenaischen Zeitschrift und der Denkschriften .	2716 „	35	„
	2990 M.	81	Pfg.

Vermögenbestand am 31. Dezember 1911:

Bar in der Kasse	45 M.	05	Pfg.
Bei Bankhaus Koch	390 „	40	„
Auf der Sparkasse	2 „	09	„
Zinsen 1911	47 „	22	„
	484 M.	76	Pfg.

Die Abrechnung wurde am 14. Dezember 1911 von Herrn Thomae geprüft und richtig befunden.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1911:

Carl Pulfrich, I. Vorsitzender,
Ludwig Wolff, II. Vorsitzender und Kassenwart,
Friedrich Maurer, Herausgeber der Zeitschrift,
Karl Brandis, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren Wilhelm Detmer, Gustav Fischer, Ernst Stahl.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für 1912 fiel in der Schlußsitzung am 15. Dezember auf

Herrn Heinrich Kionka.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1857
Radlkofer †	1858
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1895)	1867
Carl Gegenbaur († 1903)	1873
Matthias Jacob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1886)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892
Ottomar Domrich († 1907)	1892
Gustav Fischer († 1910)	1902

I. Ehrenmitglieder.

		Jahr der Ernennung
1)	Prof. Dr. Ernst Haeckel, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1894
2)	Prof. Dr. Bernhard Sigismund Schultze, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1897

II. Ordentliche Mitglieder.

			Jahr der Aufnahme
1)	Prof. Dr. Hermann Ambronn	Jena	1899
2)	Prof. Dr. Günther Anton	„	1902
3)	Prof. Dr. Felix Auerbach, Hofrat	„	1889
4)	Prof. Dr. Karl Baedeker	„	1907
5)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben, Hofrat	„	1873
6)	Dr. Hermann Bennecke, Privatdozent	„	1910
7)	Prof. Dr. Hans Berger	„	1898
8)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Geh. Hofrat	„	1888
9)	Dr. med. G. Binder, prakt. Arzt	„	1900
10)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Geh. Med.-Rat	„	1882
11)	Dr. med. Fritz Bockelmann, Geh. Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
12)	Dan. Böttner, Forstmeister	Jena	1910
13)	Dr. K. Brandis, Bibliotheksdirektor	„	1904
14)	K. Brauckmann, Institutsdirektor	„	1900
15)	Dr. med. et phil. Wilh. Brünings, Privatdozent	„	1910
16)	Dr. med. Wilh. Busse, Privatdozent	„	1910
17)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	„	1885
18)	Prof. Dr. Wilhelm Detmer, Hofrat	„	1875

			Jahr der Aufnahme
19)	Prof. Dr. Hugo Dinger	Jena	1905
20)	Dr. med. Heinr. Dirksen, Marine-Generalarzt a. D.	„	1910
21)	Prof. Dr. Hermann Duerck	„	1909
22)	Prof. Dr. Wilhelm Edler, Geh. Hofrat	„	1901
23)	Dr. Heinrich v. Eggeling, Wirkl. Geheimrat, Exz.	„	1887
24)	Prof. Dr. Heinrich v. Eggeling, Prosektor	„	1902
25)	Dr. med. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„	1891
26)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	„	1888
27)	Dr. phil. Otto Eppenstein	„	1906
28)	Dr. v. Fiebig, Rittmeister a. D.	„	1910
29)	Dr. Gustav Fischer, Verlagsbuchhändler	„	1907
30)	Prof. Dr. Gottlob Frege, Hofrat	„	1874
31)	Dr. Ernst Frey, Privatdozent	„	1906
32)	Prof. Dr. August Gärtner, Geh. Hofrat	„	1886
33)	Prof. Dr. Ernst Giese	„	1893
34)	Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	„	1889
35)	Dr. med. Karl Graf, prakt. Arzt	„	1898
36)	Prof. Dr. Max Henkel	„	1910
37)	Dr. phil. Herschkowitsch	„	1901
38)	Dr. Gustav Hesse, Privatdozent	„	1907
39)	Dr. phil. Otto Hildebrandt	„	1906
40)	Prof. Dr. Heinrich Immendorff, Hofrat	„	1901
41)	Prof. Dr. Heinrich Kionka	„	1901
42)	Prof. Dr. Otto Knopf, Hofrat	„	1889
43)	Prof. Dr. Ludwig Knorr, Geh. Hofrat	„	1889
44)	Rudolf Koch, Bankier, Kommerzienrat	„	1883
45)	Dr. phil. August Köhler	„	1900
46)	Prof. Dr. Karl Kolesch	„	1891
47)	Sanitätsrat Dr. Franz Kronecker, prakt. Arzt	„	1910
48)	Dr. med. Herm. Krüger, Privatdozent	„	1910
49)	Dr. phil. Hans Lehmann	„	1907
50)	Dr. Arthur Leitner, prakt. Arzt	„	1910
51)	Prof. Dr. Albert Leitzmann	„	1901
52)	Geh. Med.-Rat, Prof. Dr. Erich Lexer	„	1910
53)	Prof. Dr. Gottlob Linck, Geh. Hofrat	„	1894
54)	Dr. phil. Paul Linke, Privatdozent	„	1910
55)	Prof. Dr. Felix Lommel	„	1902
56)	Prof. Dr. Wilhelm Lubosch	„	1902
57)	Dr. phil. R. Marburg	„	1902
58)	Dr. phil. Robert Marc, Privatdozent	„	1906
59)	Prof. Dr. Hermann Matthes	„	1900
60)	Prof. Dr. Friedrich Maurer, Geh. Hofrat	„	1901
61)	Dr. med. et phil. Theod. Meyer-Steineg, Privatdozent	„	1907
62)	Prof. Dr. Johannes Meisenheimer	„	1910
63)	Dr. Max Müller, prakt. Arzt	„	1909
64)	Prof. Dr. Johannes Niedner	„	1905

			Jahr der Aufnahme
65)	Dr. phil. Hermann Nohl, Privatdozent	Jena	1910
66)	Prof. Dr. Alfred Noll	„	1901
67)	B. H. Peters, Fabrikdirektor	„	1909
68)	Prof. Frnst Pfeiffer, Oberrealschuldirektor	„	1887
69)	Prof. Ernst Piltz	„	1893
70)	Prof. Dr. Ludwig Plate	„	1909
71)	Dr. phil. Carl Pulfrich	„	1891
72)	Prof. Dr. Paul Rabe	„	1899
73)	Prof. Dr. Raehlmann, Kais. Russ. Staatsrat	Weimar	1905
74)	Dr. Eduard Rehn, Privatdozent	Jena	1910
75)	Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	„	1889
76)	Dr. Albert Ritzel, Privatdozent	„	1909
77)	Dr. Ernst Rössler, prakt. Arzt	„	1909
78)	Prof. Dr. Ed. Rosenthal, Geh. Justizrat	„	1897
79)	Dr. Wilhelm Schneider, Privatdozent	„	1909
80)	Dr. phil. Otto Schott, Fabrikleiter	„	1882
81)	Dr. phil. Richard Schröder	„	1904
82)	Paul Schultze, Rat	„	1879
83)	Prof. Dr. Leonhard Schultze	„	1899
84)	Prof. Dr. Friedrich Schulz	„	1898
85)	Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Med.-Rat	„	1864
86)	Prof. Dr. Bodo Spiethoff	„	1910
87)	Dr. med. Lucas Siebert, Med.-Rat	„	1881
88)	Dr. phil. Henry Siedentopf	„	1900
89)	Dr. med. Franz Spiller, Stabsarzt	„	1905
90)	Prof. Dr. Ernst Stahl	„	1881
91)	Prof. Dr. Wolfgang Stock	„	1910
92)	Dr. Hans Stübel, Privatdozent	„	1910
93)	Prof. Dr. Roderich Stintzing, Geh. Med.-Rat	„	1890
94)	Prof. Dr. Rudolf Straubel	„	1894
95)	Prof. Dr. Wilh. Stromayer	„	1902
96)	Dr. phil. Clemens Thaer, Privatdozent	„	1910
97)	Dr. med. Joh. Thiemann, Privatdozent	„	1910
98)	Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Hofrat	„	1879
99)	Prof. Dr. Eduard Vongerichten	„	1902
100)	Dr. phil. Ernst Wandersleb	„	1906
101)	Dr. med. Warda, Nervenarzt	Blankenburg	1904
102)	Dr. med. Max Weinert, prakt. Arzt	Jena	1897
103)	Dr. med. Max Wiedemann, Geh. Med.-Rat	„	1910
104)	Prof. Dr. Otto Wilkens	„	1910
105)	Prof. Dr. Carl Wittmaack	„	1910
106)	Prof. Dr. Ludwig Wolff	„	1892
107)	Prof. Dr. L. Wrede	„	1910

Neue Mitglieder.

1) Dr. ing. Walther Bauersfeld
2) Ingenieur Emil Dönitz
3) Oberarzt Dr. Friedel, Roda
4) Zahnarzt Martin Hahn
5) Prof. Dr. Wilhelm Halbfass
6) Privatdozent Dr. Albr. Hase
7) Assistent Dr. ing. Ralph v. Klemperer
8) Privatdozent Dr. Eduard Pauli
9) Prof. Dr. Wilhelm Röpke
10) Prof. Dr. Max Wien
11) Ingenieur Heinrich Wild.

Nach dem 1. Oktober 1911 aufgenommen:

12) Assistent Dr. Böhme
13) Prof. Dr. Gustav Fröhlich
14) Prof. Dr. Julius Grober
15) Prof. Dr. H. Hobstetter
16) Dr. phil. Fritz Loewe
17) Dr. med. Victor Reichmann, Ass.-Arzt
18) Prof. Dr. Robert Rössle
19) Dr. Julius Schaxel, Assistent
20) Prof. Dr. Carl Vollmer
21) Prof. Dr. Max Winkelmann
22) Prof. Dr. Gustav v. Zahn

Im Jahre 1911 verlor die Gesellschaft folgende Mitglieder, durch den Tod:

1) Dr. Heinrich v. Eggeling, Wirkl. Geheimrat, Exzellenz,

durch Wegzug:

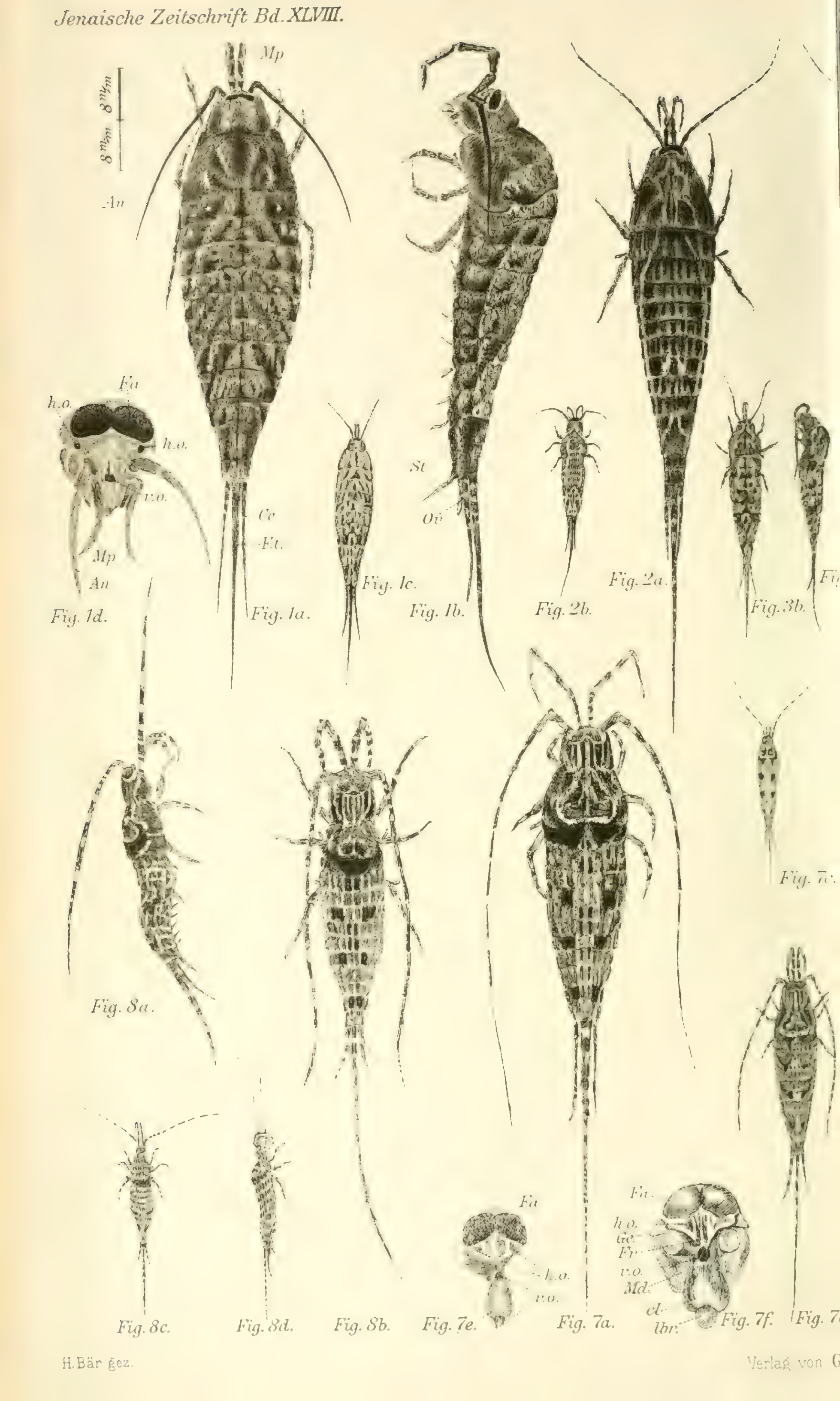
2) Prof. Dr. Hermann Duerck
3) Prof. Dr. Leonhard Schulze.

Zahl der ordentlichen Mitglieder am Schluß des Jahres:

$$117 + 22 - 3 = 126.$$

Druck von
Ant. Kämpfe, Jena.





H. Bär gez.

Verlag von G

Fa.

h.o.

v.o.

Fig. 4a. *Fig. 4b.* *Fig. 5f.* *Fig. 5a.*

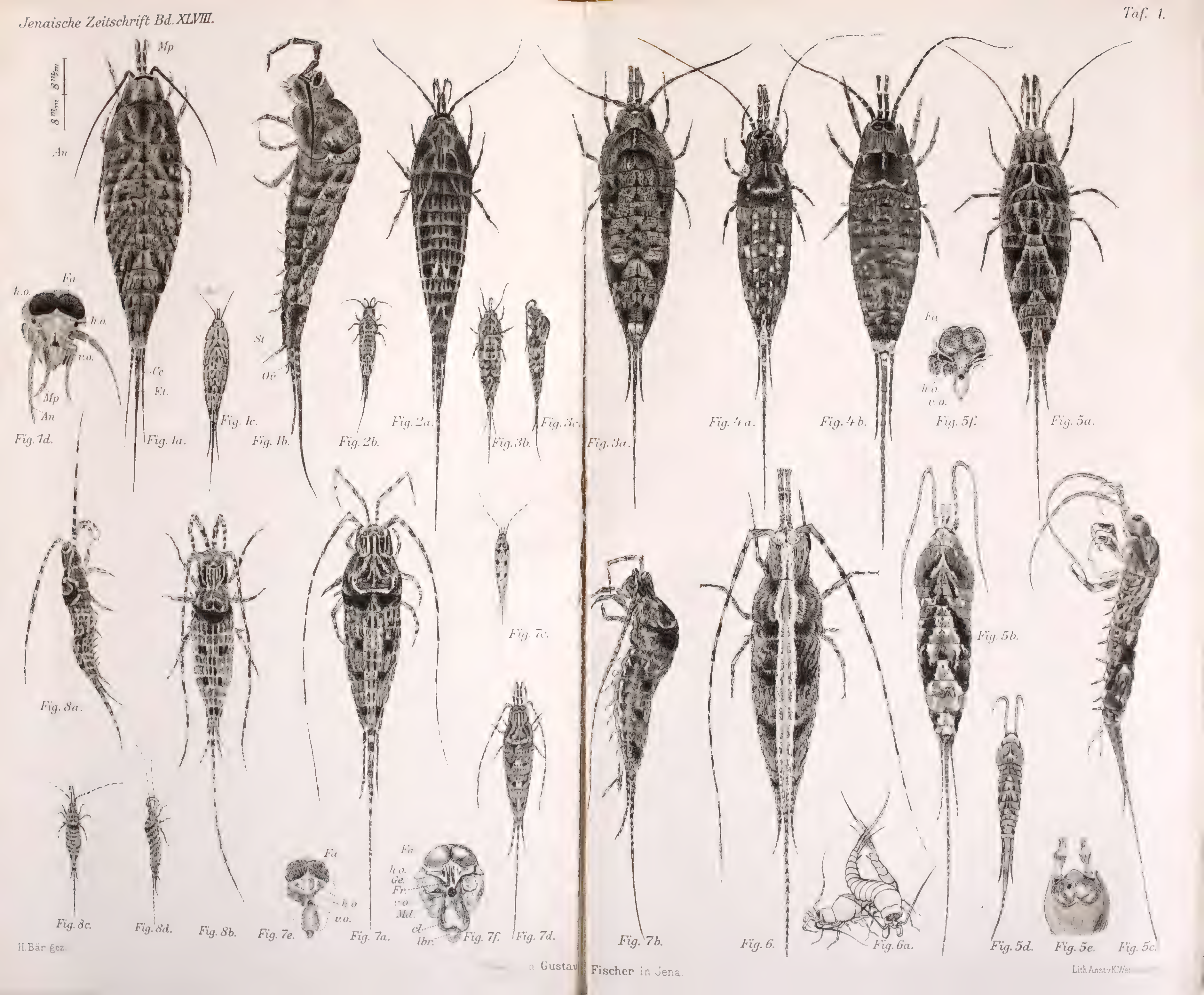
g. 3a.

Fig. 5b.

Fig. 7b. *Fig. 6.* *Fig. 6a.* *Fig. 5d.* *Fig. 5e.* *Fig. 5c.*

scher in Jena





H. Bär gez.

n Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst v K. We







Fig. 5.

Fig. 6.

H. Bär gez.





Fig. 5.

Fig. 2.

Fig. 11.

Fig. 1.

Fig. 4.

Fig. 3.

Fig. 8.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 10.

Fig. 9.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst v K Wesser, Jena





Fig. 22f.

Fig. 12.

Fig. 22e.

Fig. 18.

Fig. 22d.

Fig. 13.

Fig. 19.

Fig. 22c.

Fig. 20b.

Fig. 22b.

Fig. 21.

Fig. 22a.





Fig. 22f.

Fig. 22e.

Fig. 22d.

Fig. 22c.

Fig. 22b.

Fig. 22a.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 19.

Fig. 20b.

Fig. 21.

Fig. 18.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 20a.

Fig. 17.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 26.

Fig. 14.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 23a.

Fig. 23b.

Fig. 29.

Coxalintegument

Chitin

Borste

Schuppe

Chitin

Längsachse der Coxa

Verlag von Gustav Fischer in Jena







Fig. 42. Fig. 45. Fig. 46. Fig. 47. Fig. 48. Fig. 49. Fig. 40.

H. Bär gez.



Fig. 39.

Fig. 44.

Fig. 38b.

Fig. 37a.

Fig. 38a.



Fig. 42. Fig. 43. Fig. 41. Fig. 39. Fig. 44. Fig. 31. Fig. 32. Fig. 33. Fig. 34. Fig. 35. Fig. 45. Fig. 46. Fig. 47. Fig. 38 b. Fig. 36 a. Fig. 36 b. Fig. 40. Fig. 48. Fig. 49. Fig. 38 a. Fig. 37 a. Fig. 37 b. Fig. 50 a. Fig. 50 b.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith Anst v K. Wesser, Jena.





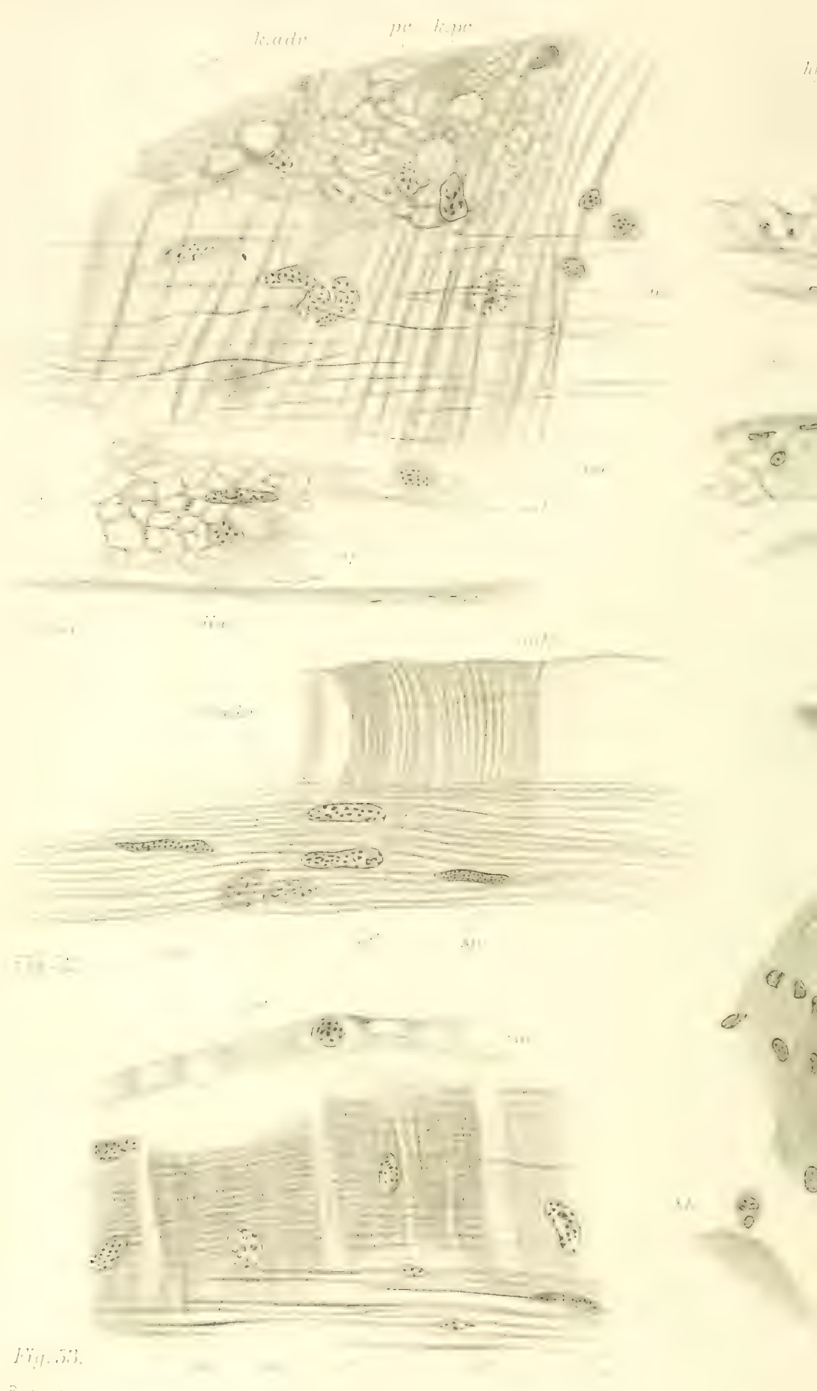
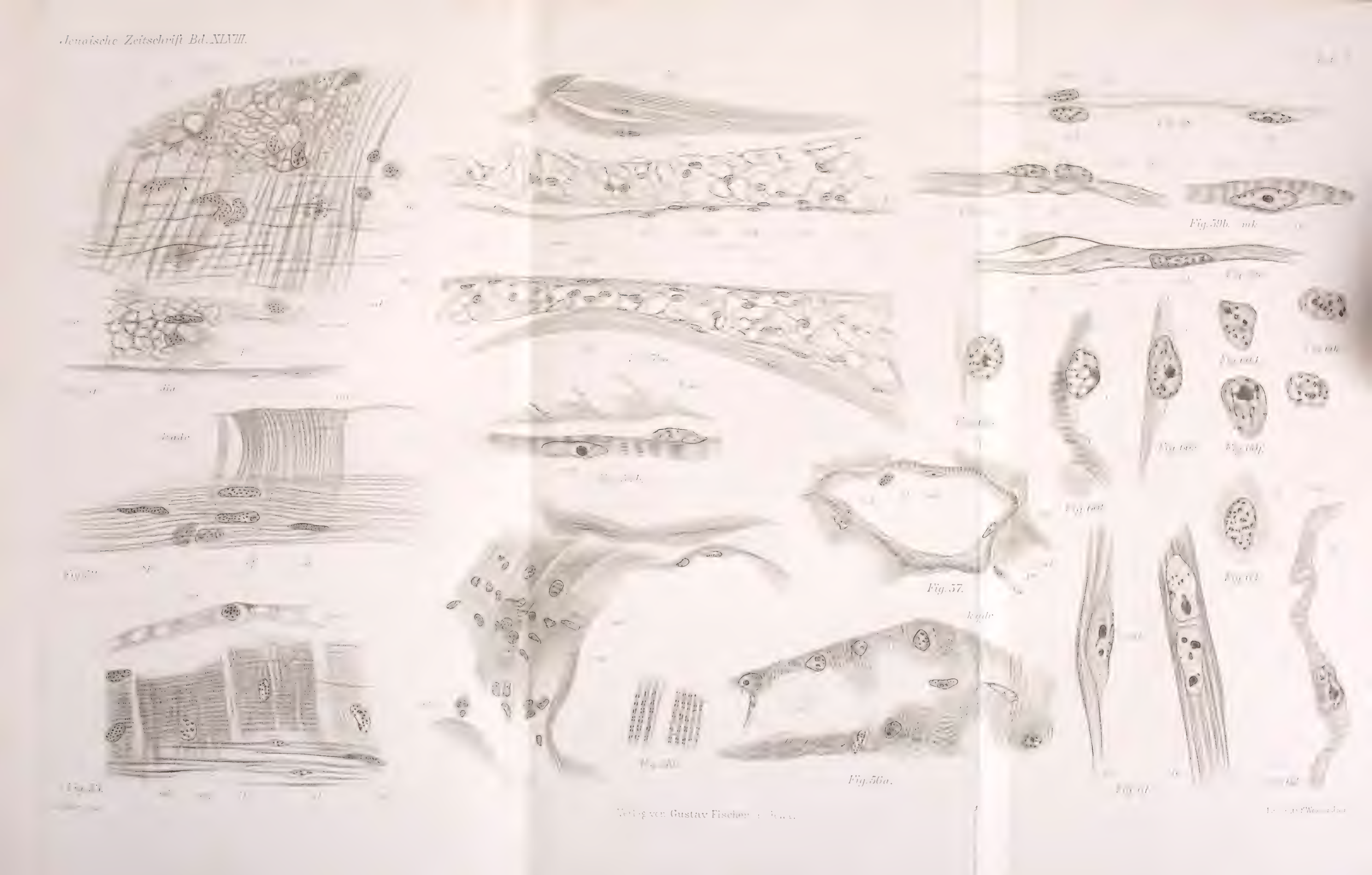


Fig. 53.


nisc
adv





Verlag von Gustav Fischer in Jena.





h
pe
s
t
ch
cd
dl
Fig. 70.

lm
cp.
drm
fm
f
Fig. 71.

hpe
dia
Fig. 69.

fm
pe
h
Fig. 76.

Fig. 75.

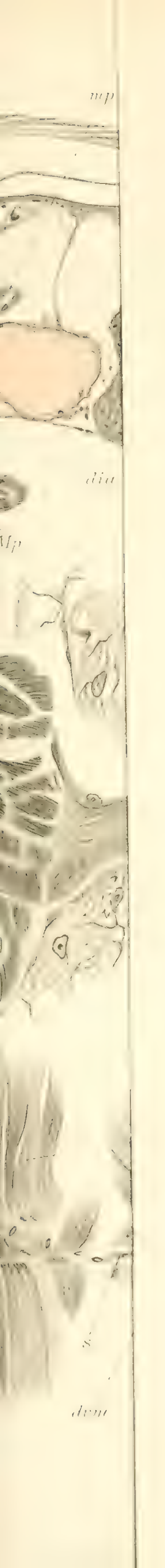

mp
dia
dvm



Fig. 70.

Fig. 71.

Fig. 69.

Fig. 72.

Fig. 73.

Fig. 66.

Fig. 67a.

Fig. 68.

Fig. 67b.

Fig. 75.

Fig. 76.

Fig. 74.

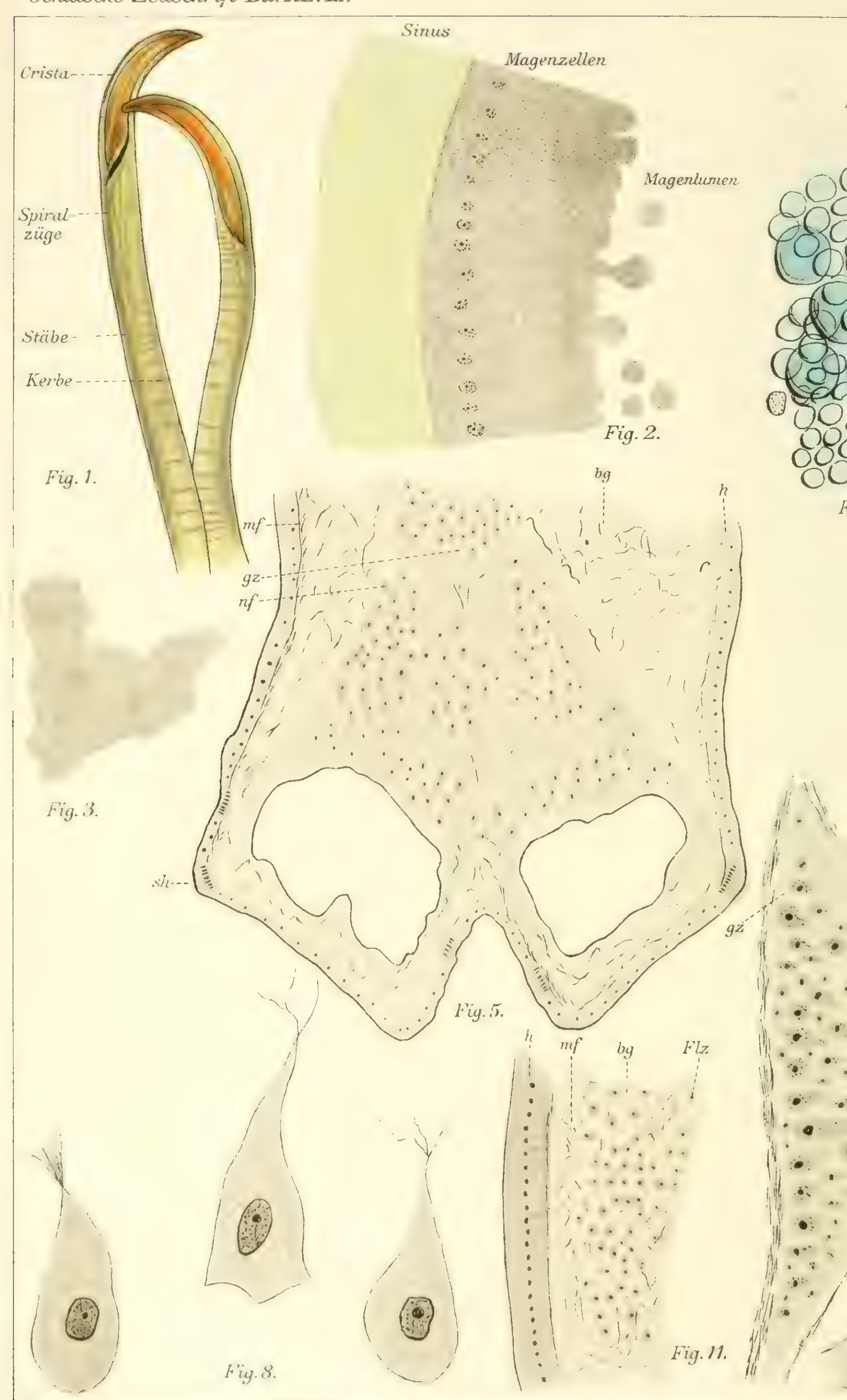
Fig. 64.

Fig. 65.

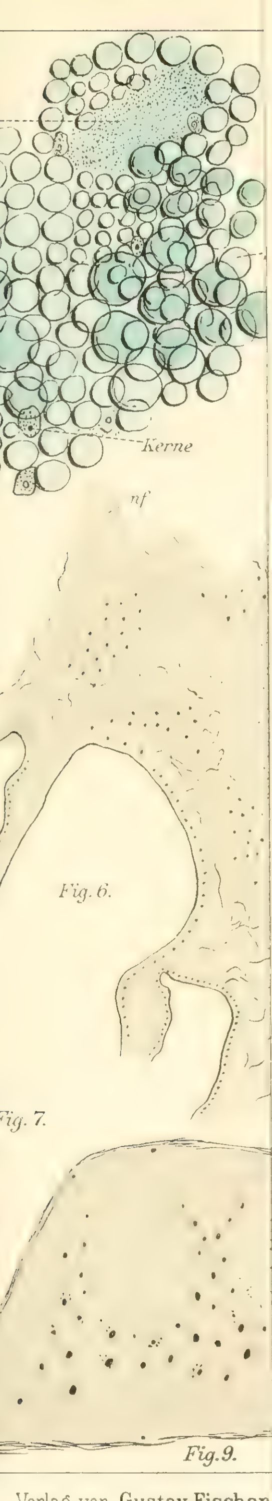
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



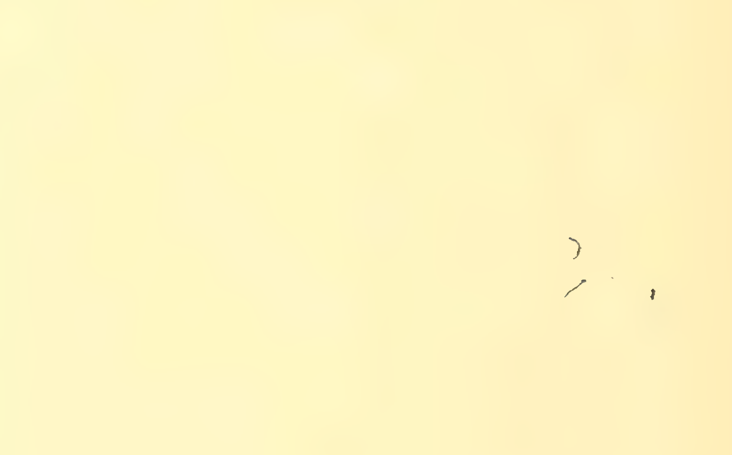



Crista
Spiral-
züge
Stäbe
Kerbe
Fig. 1.
Sinus
Magenzellen
Magenlumen
Fig. 2.
Fig. 3.
mf
gz
nf
bg
h
sh
Fig. 5.
h
mf
bg
Flz
Fig. 11.
gz
Fig. 8.

Günther gez.



Verlag von Gustav Fischer



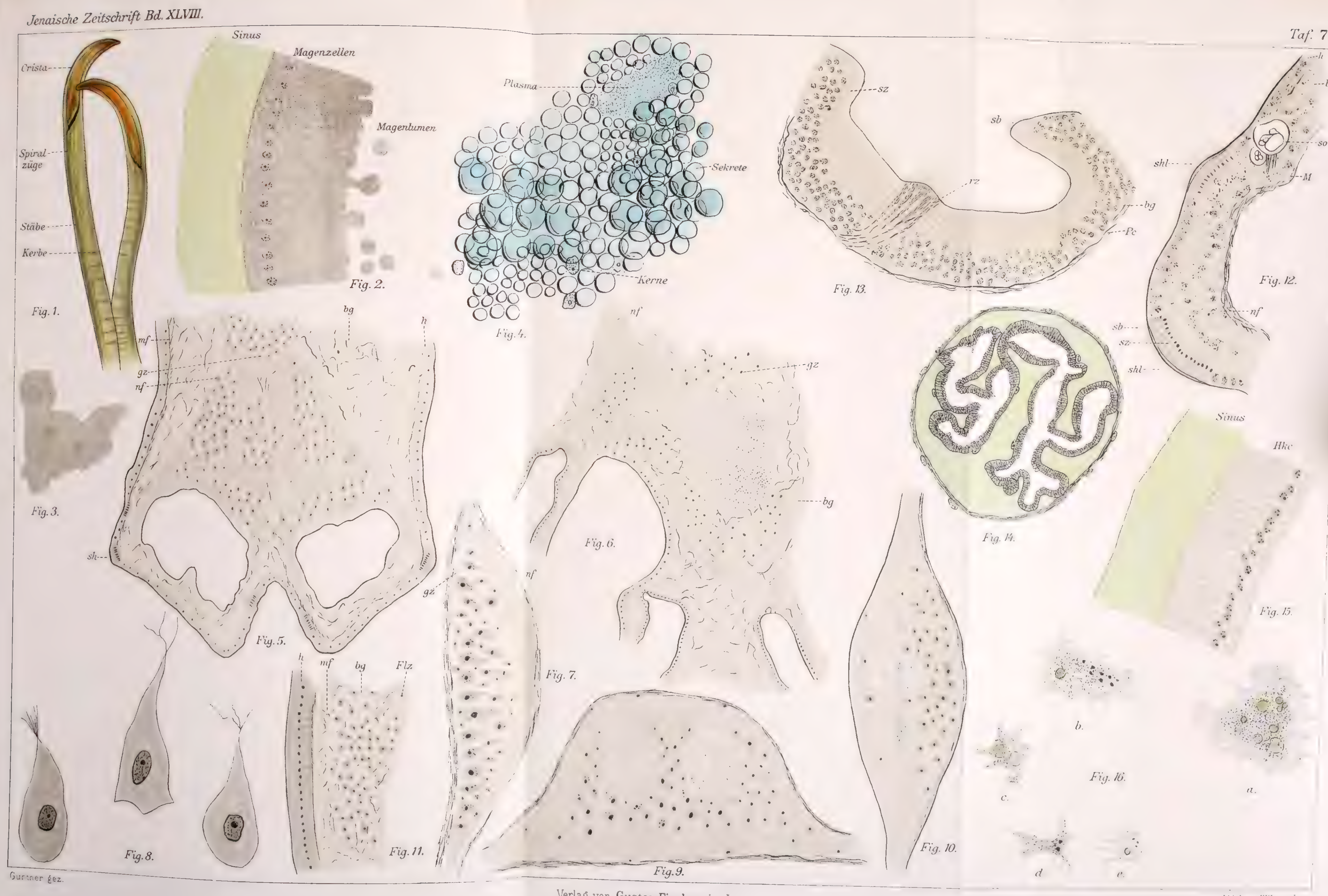


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15. Fig. 16.

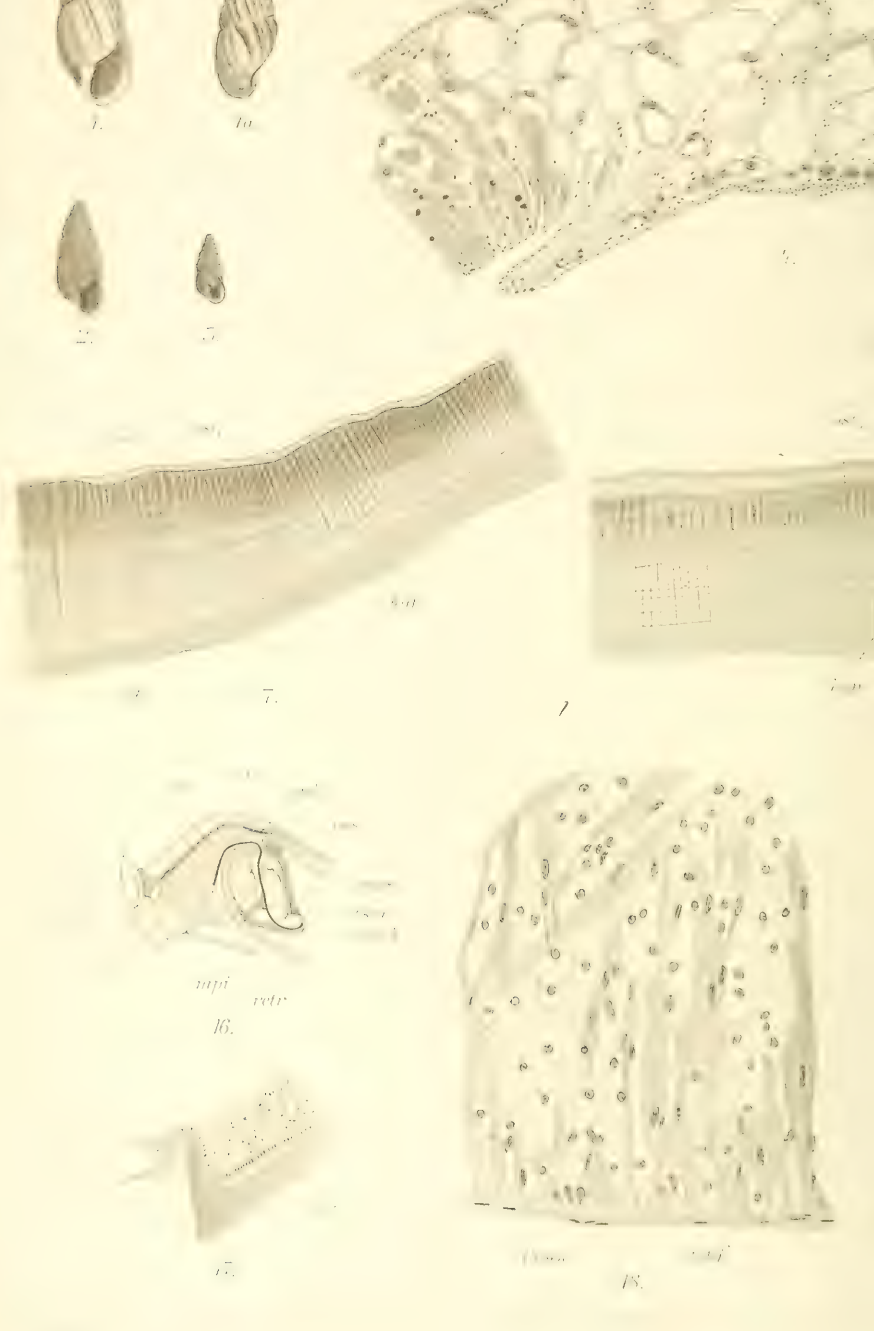
Gurtner gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst v K Wesser Jena






1.
1a
2.
3.
7.
mpi
retr
16.
17.
18.


Verlag von Gu





Verlag von Gustav Fischer in Jena







20.

21.

30c.

30a.

30b.

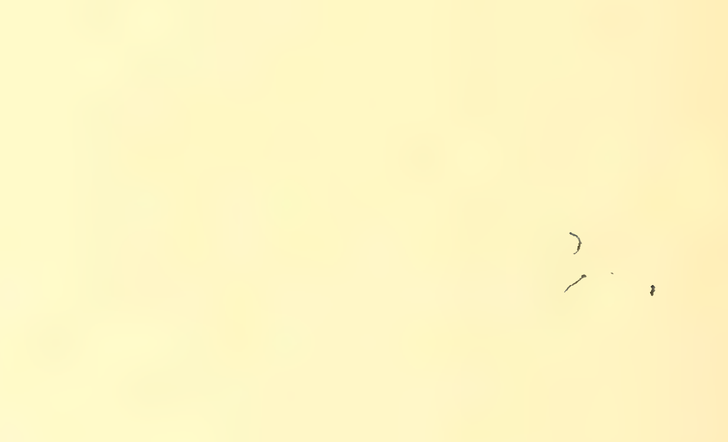
31.

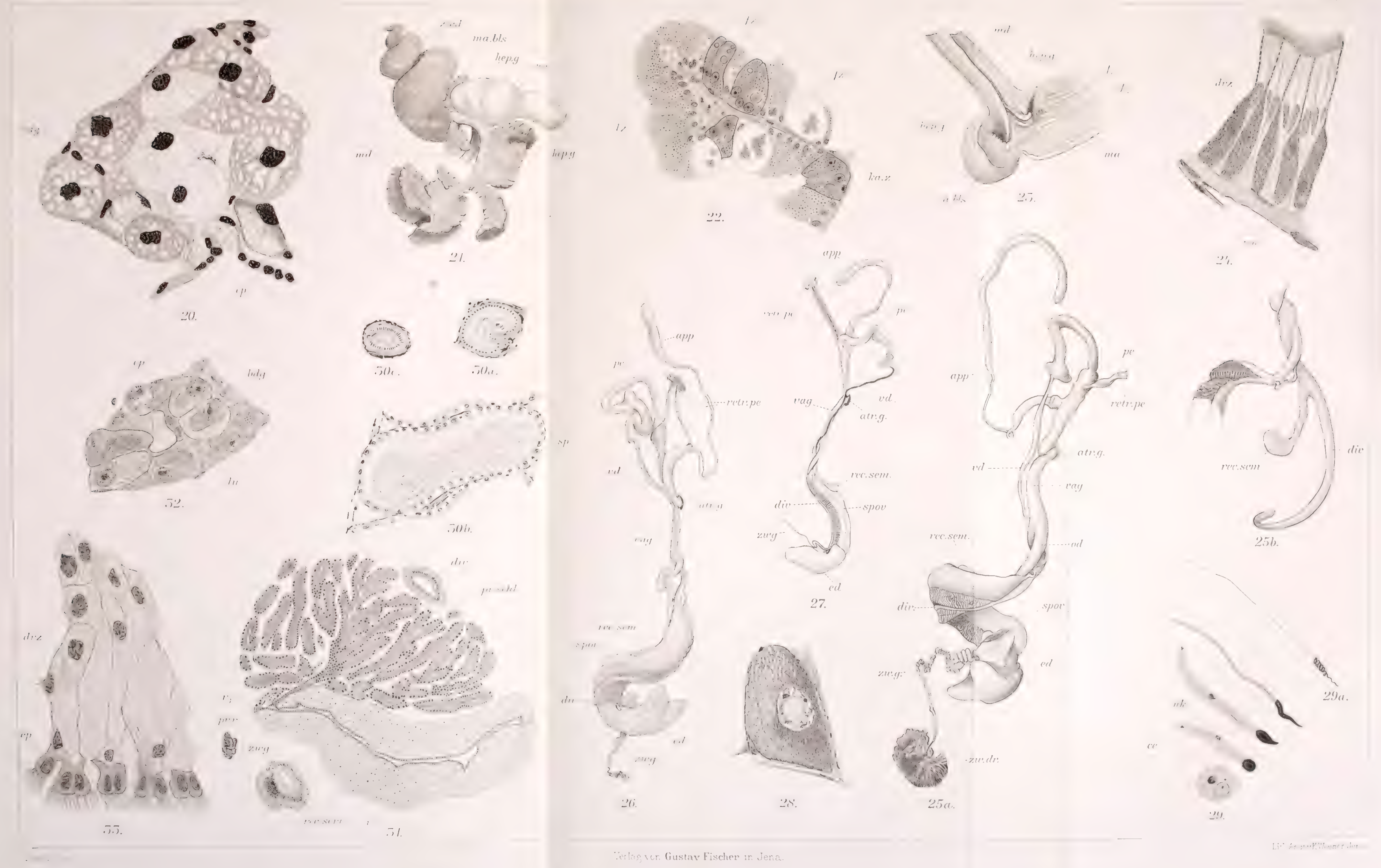
32.

33.



Verlag von Gu

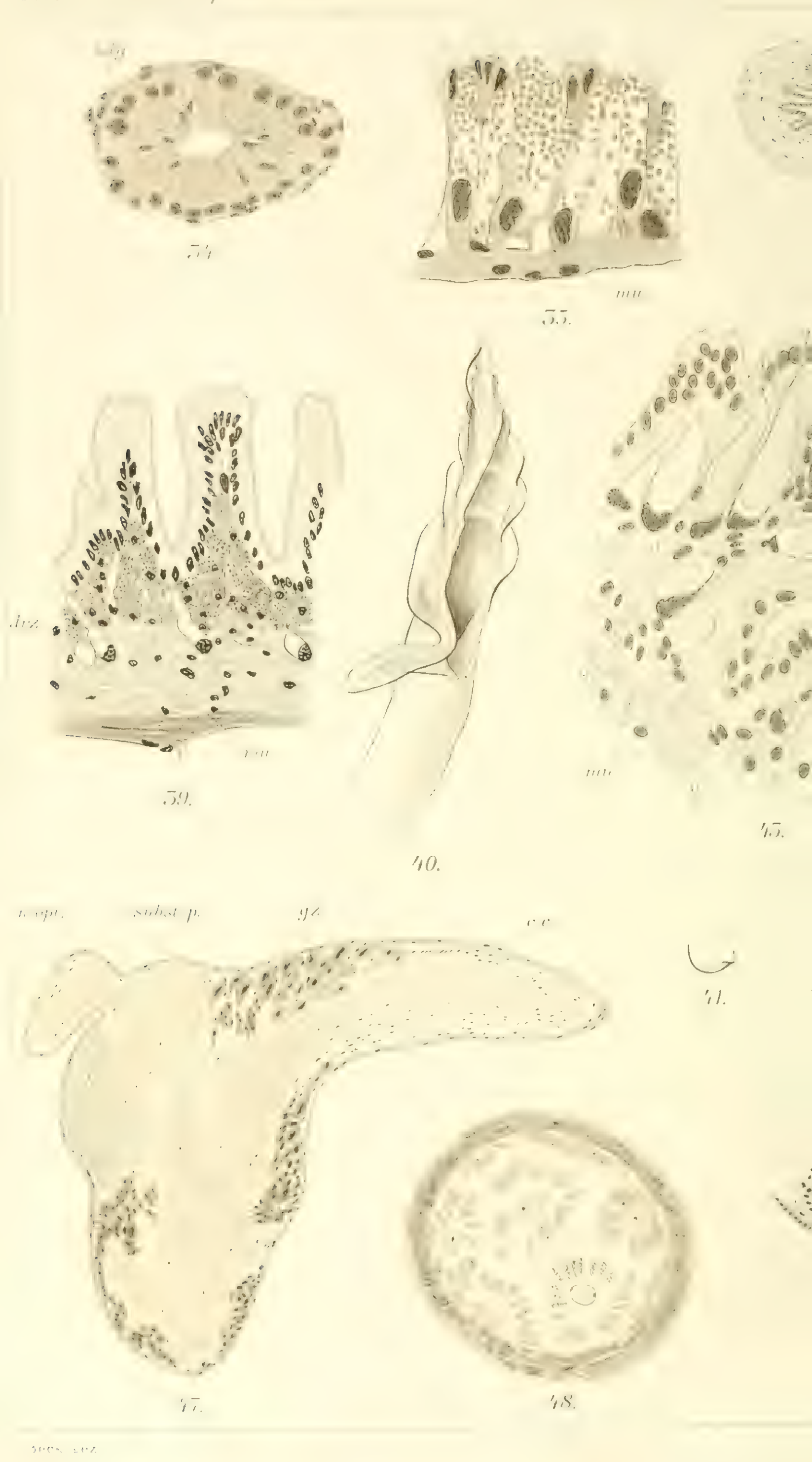




Verlag von Gustav Fischer in Jena.







34. 35. 39. 40. 45. 41. 47. 48.

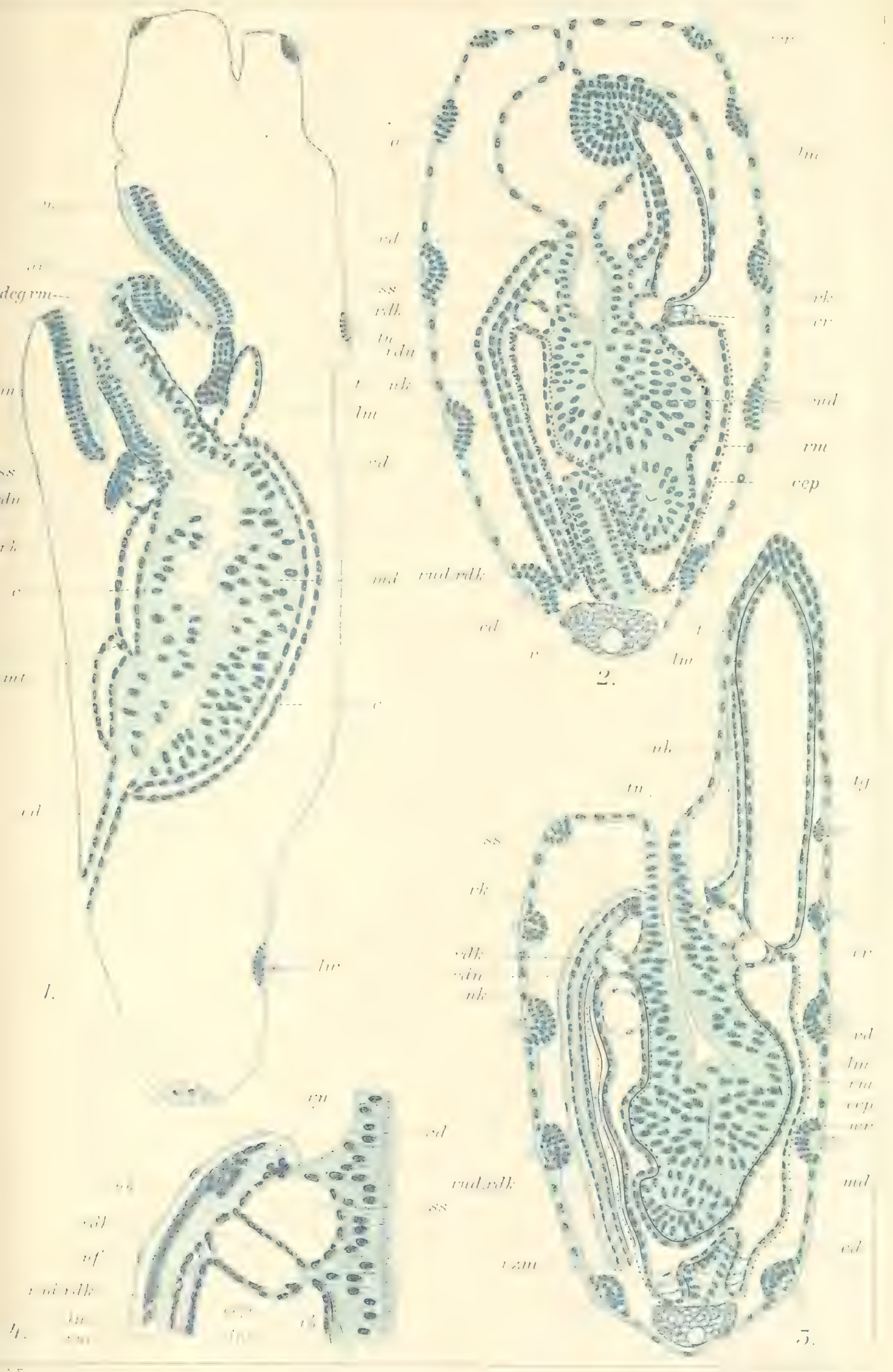

b.
drz
ep
bdg
50.
Verlag von G



Beck gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Verlag v. Gustav Fischer in Jena.

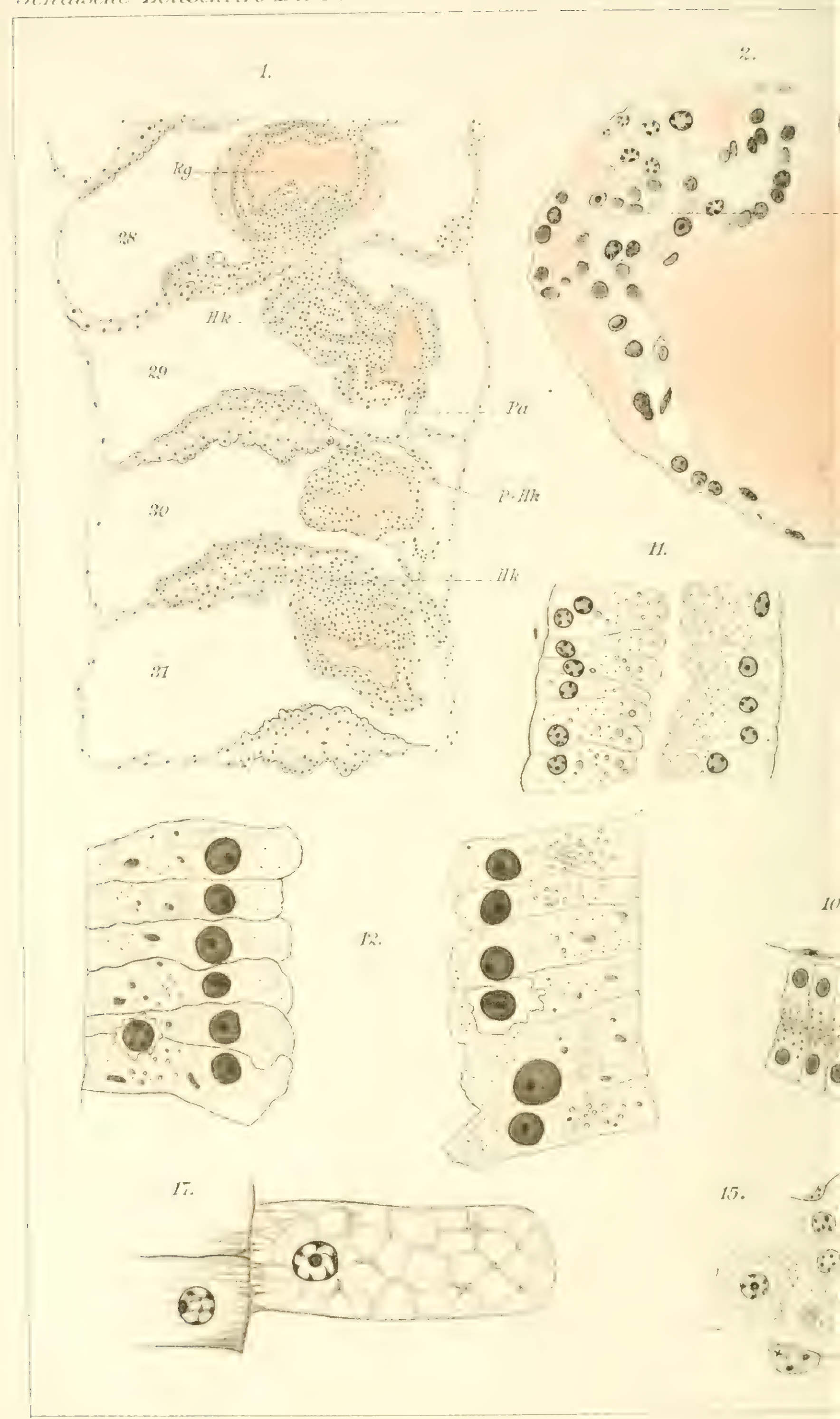




Verlag von Gustav Fischer in Jena





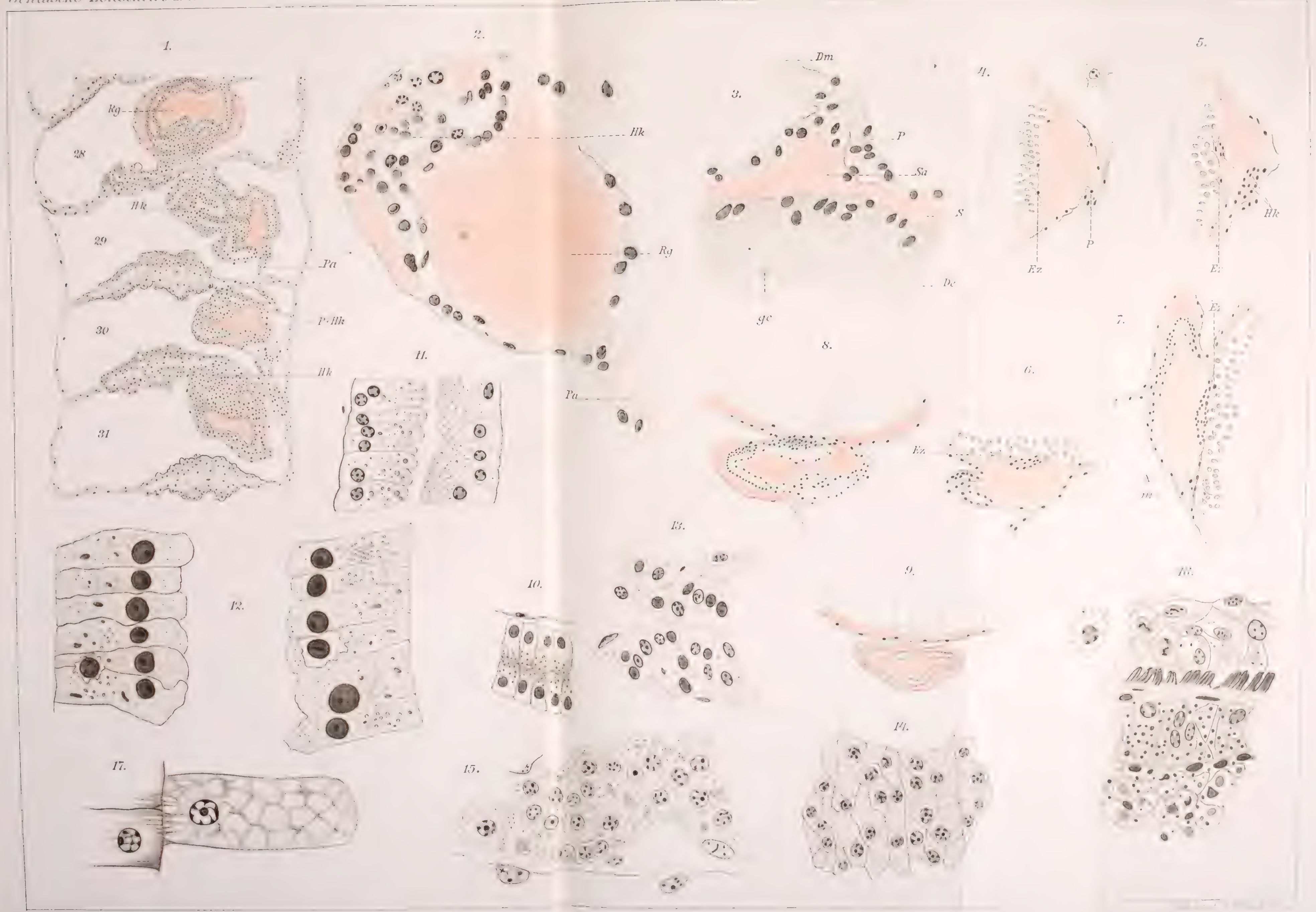


Dyrssen.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Dyrssen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.







Dyrssen.



rlag von Gustav Fischer in Jena.





Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. P. Weise, Jena.





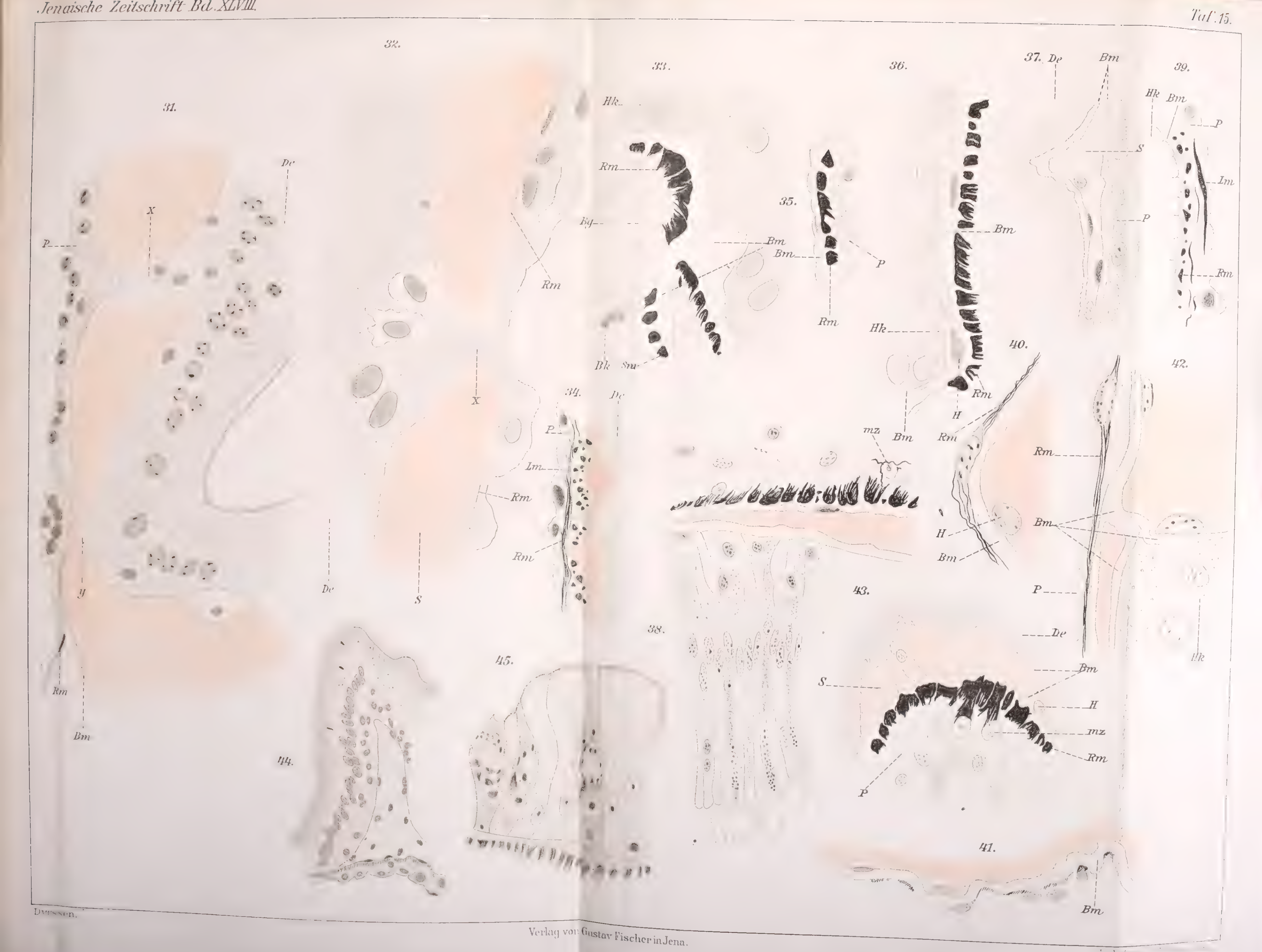


31.
32.
De
X
P
Rm
Lm
S
y
44.
45.



ustav Fischer in Jena

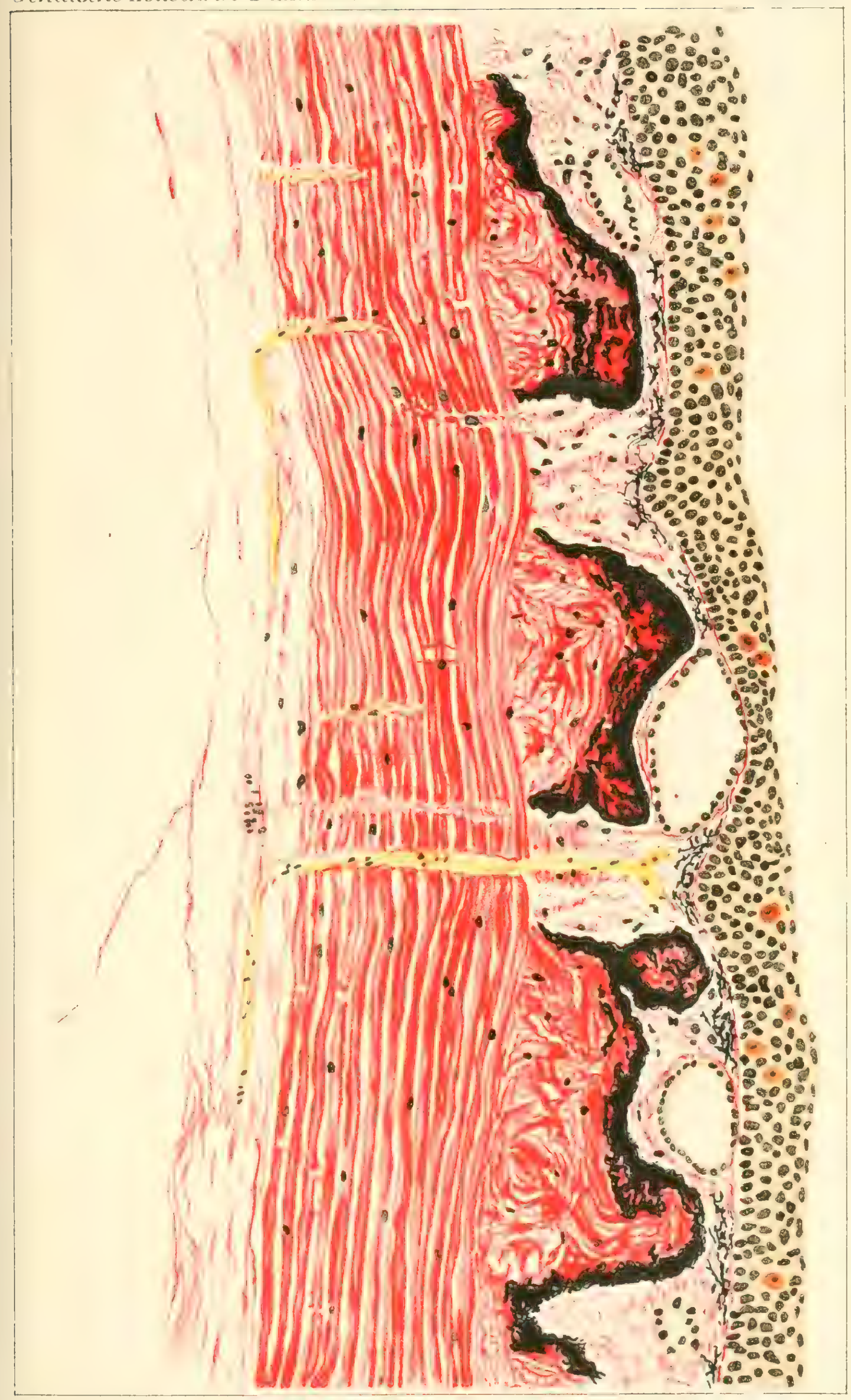



31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
De
P
X
y
Rm
Bm
S
Hk
Bg
Bk
Sm
Lm
H
mz
Im




46.
gc
47.
P
Lm
Rm
48.
Rm
mz
De
49.
P
De
50.
De
51.
De
Cc
52.
De
53.
gc
Rm





Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena





hm

us

g

rco
rco
rmf
oe
thm
vag
um
rco
b

hm

Fig. 5.



Gustav Fischer



Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 10.

Fig. 11.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Fig. 15.

Fig. 12.

Fig. 16.

Fig. 18.

Fig. 15.



Fischer in Jena.



Fig. 13.

Fig. 12.

Fig. 14.

Fig. 16.

Fig. 15.

Fig. 19.

Fig. 20b.

Fig. 18.

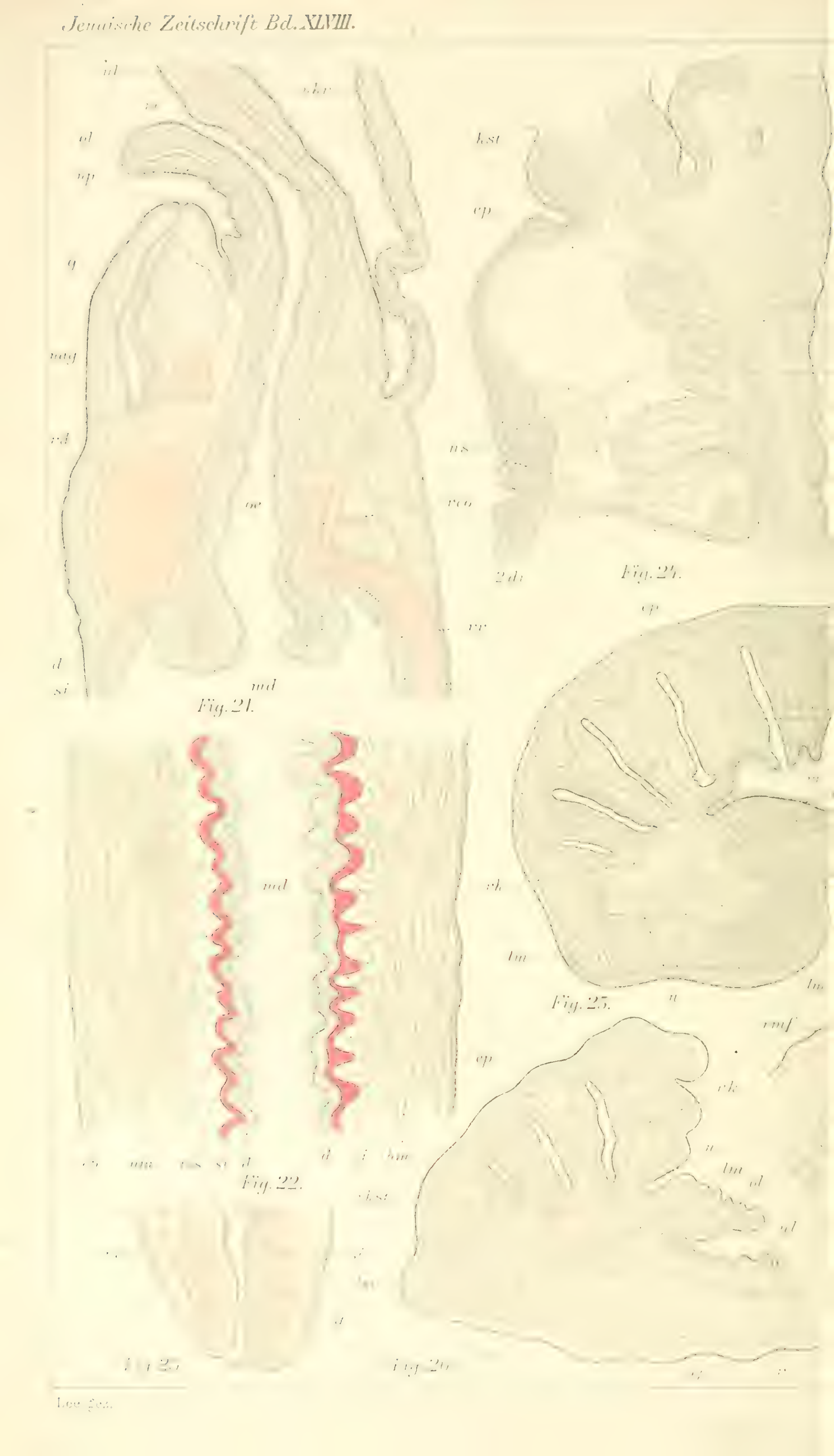
Fig. 17.

Fig. 20a.

Gustav Fischer in Jena.






Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.
Lee gez.

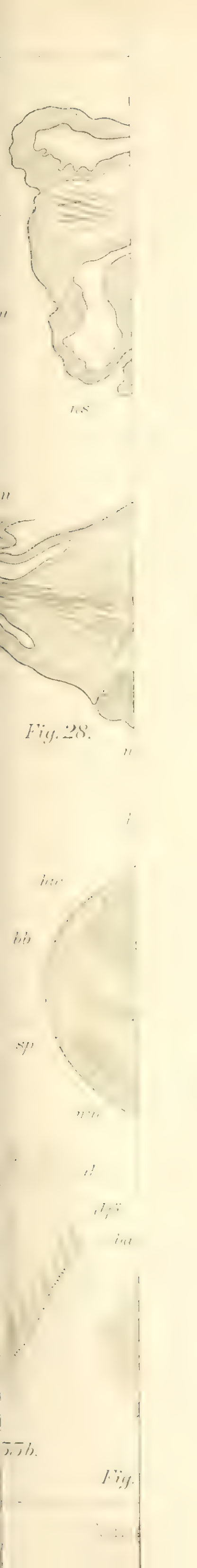

Fig. 28.



Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 30a.

Fig. 30b.

Fig. 30c.

Fig. 30d.

Fig. 30e.

Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 33a.

Fig. 33b.

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 37.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.








ustav Fischer in Jena

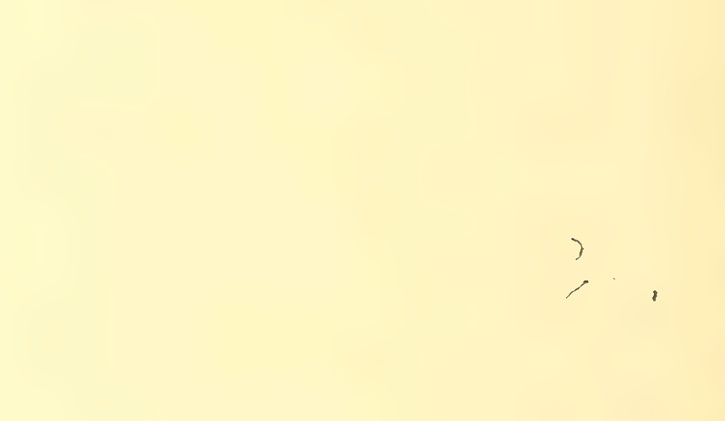
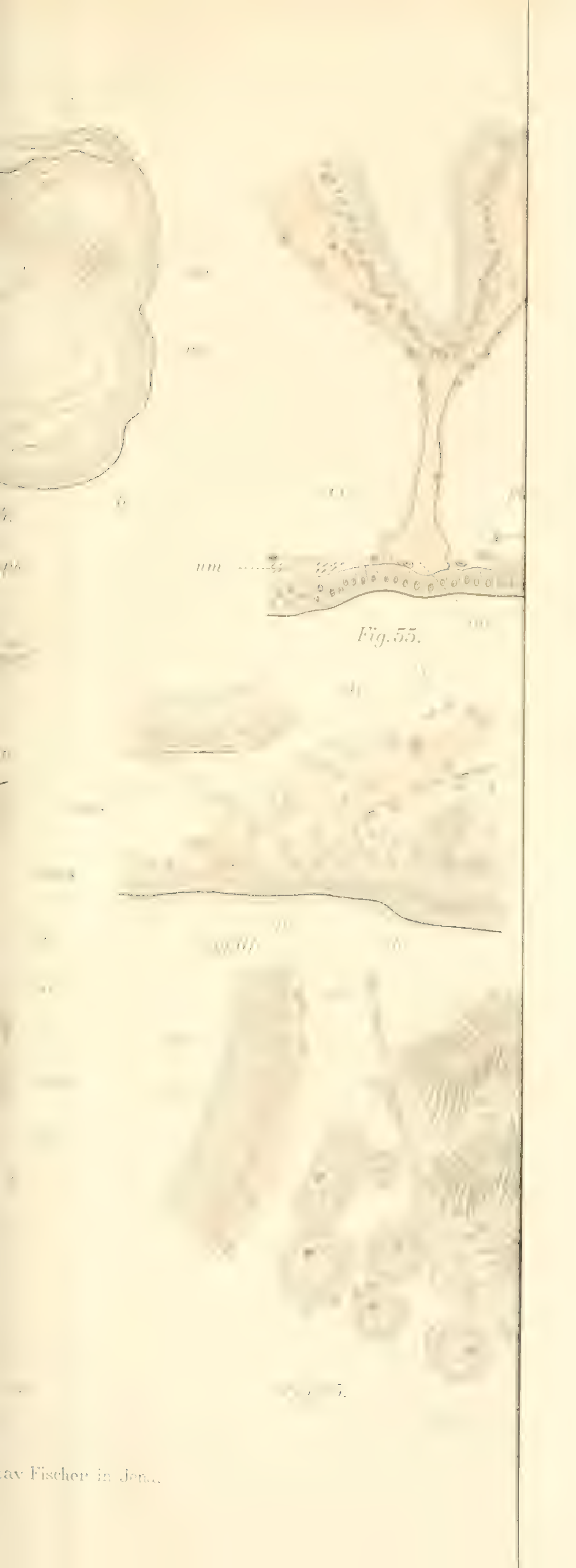



Fig. 51.







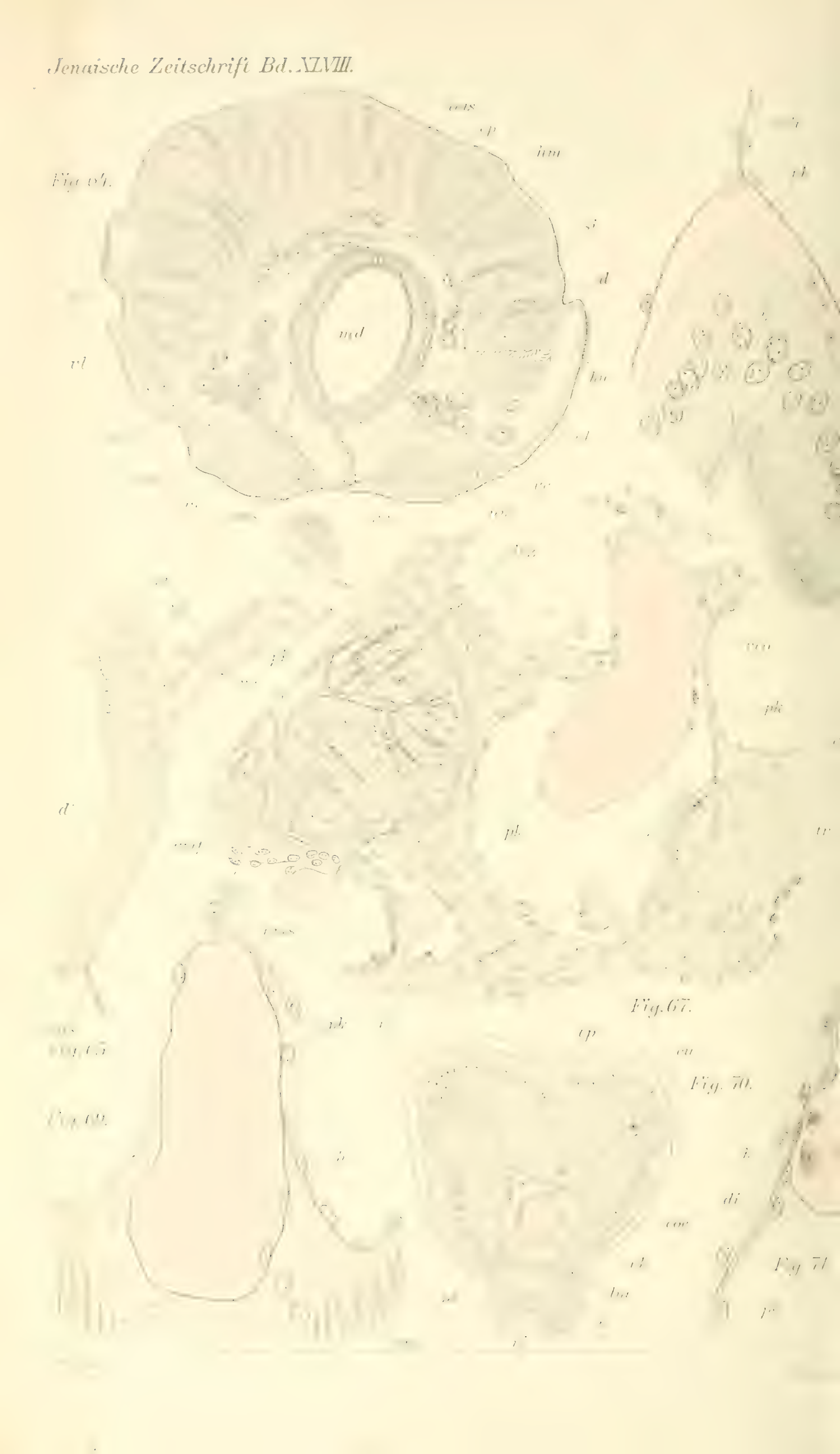
lav Fischer in Jena.

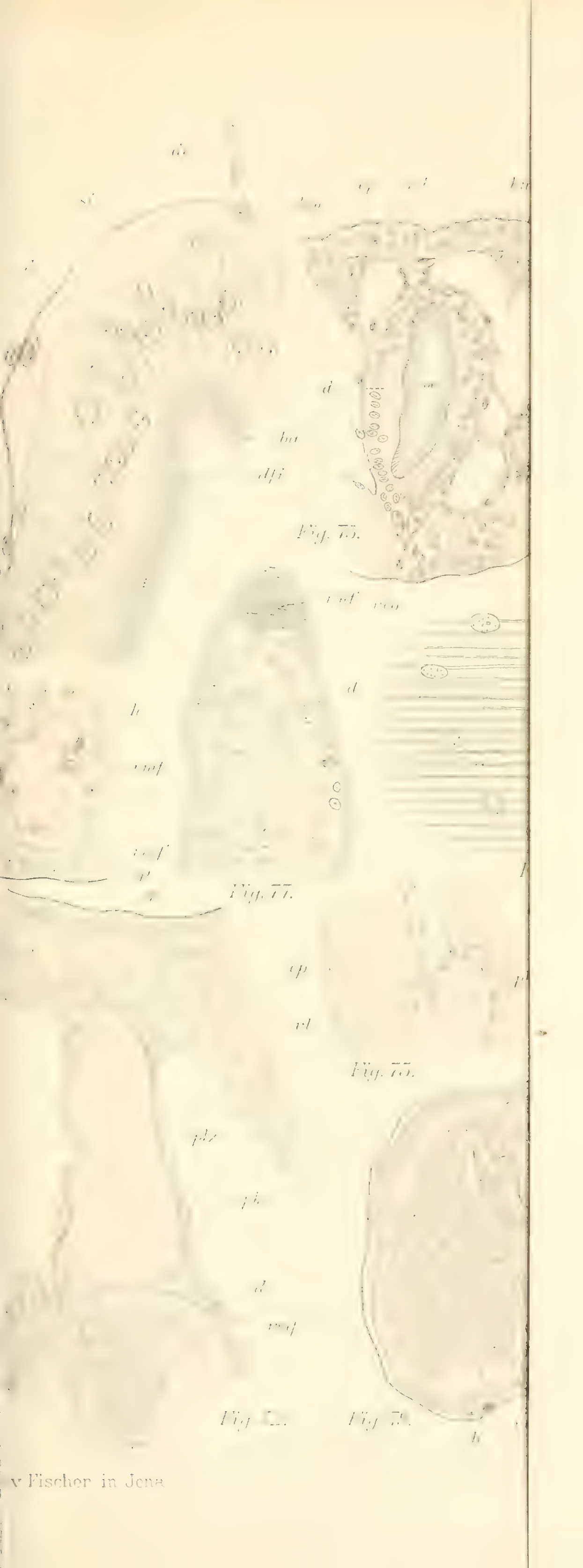









md
rl
d
pl
Fig. 67.
Fig. 70.
Fig. 71
Fig. 69.
pk
tr
di



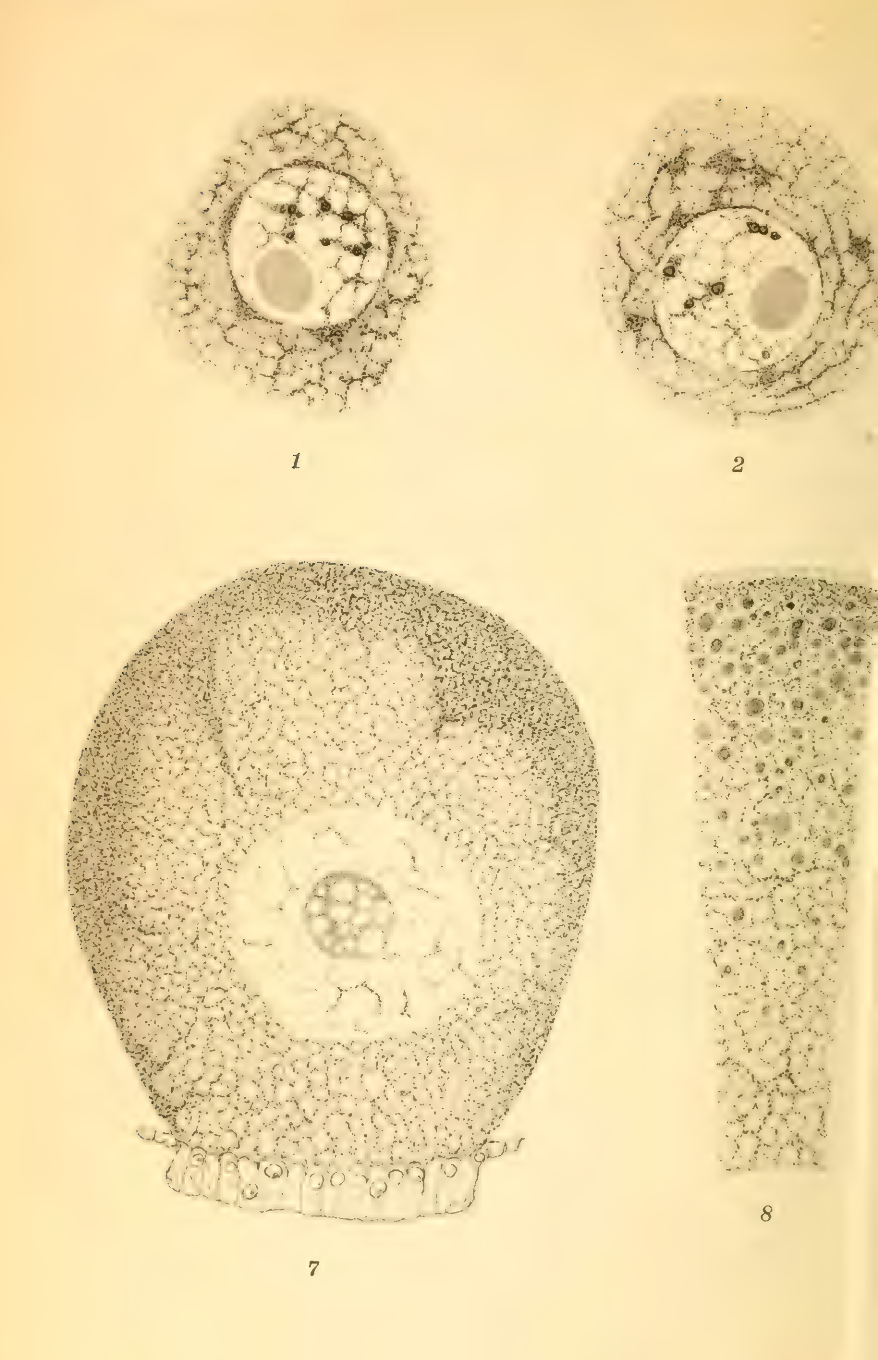
v Fischer in Jena



Fig. 64. Fig. 65. Fig. 66. Fig. 67. Fig. 68. Fig. 69. Fig. 70. Fig. 71. Fig. 72. Fig. 73. Fig. 74. Fig. 75. Fig. 76. Fig. 77. Fig. 78. Fig. 79. Fig. 80. Fig. 81.







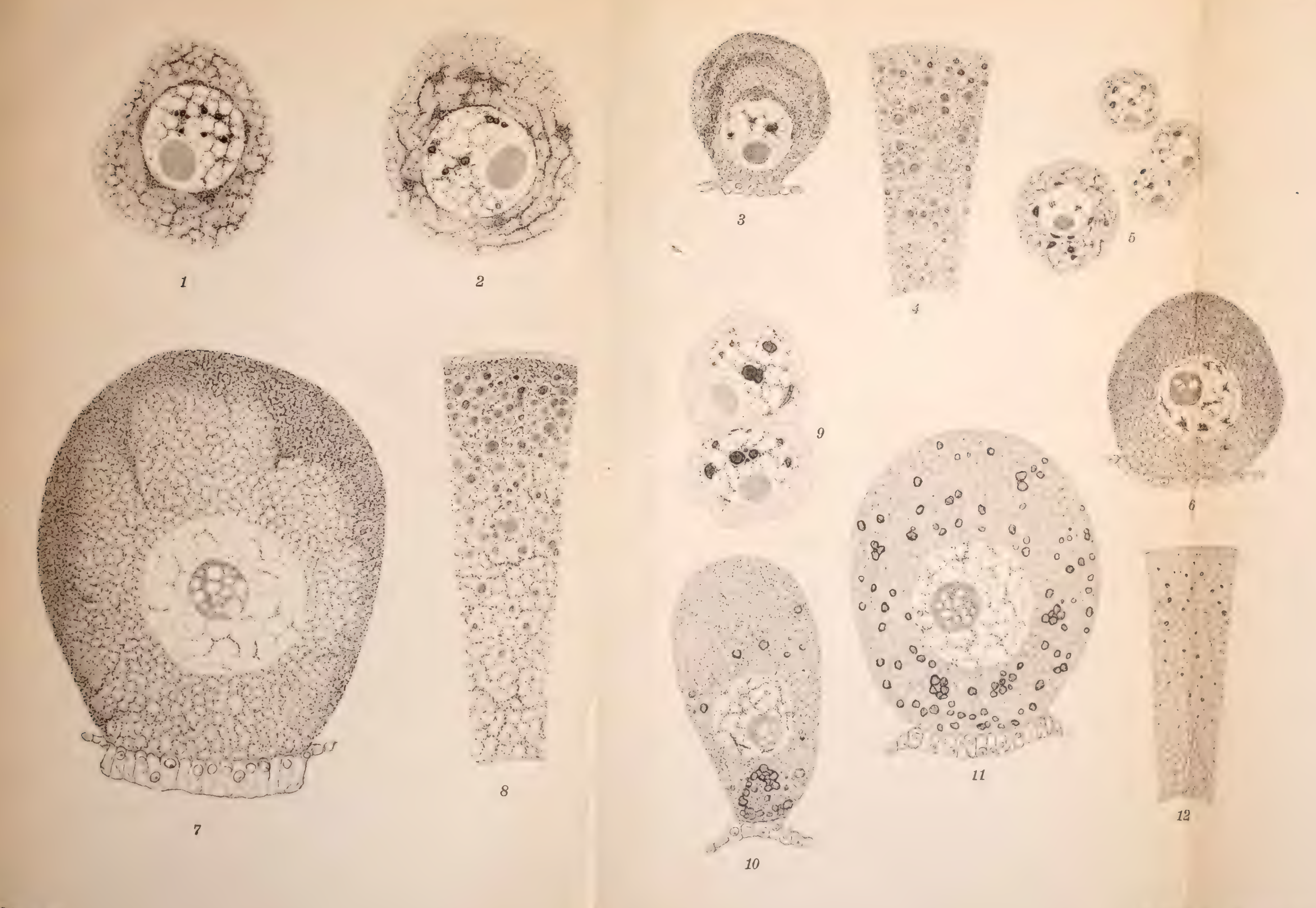
Schaxel gez.

Verlag



Gustav Fischer, Jena.





Schaxel gez.

J. B. Obernetter, München, reprod.

Verlag von **Gustav Fischer, Jena.**

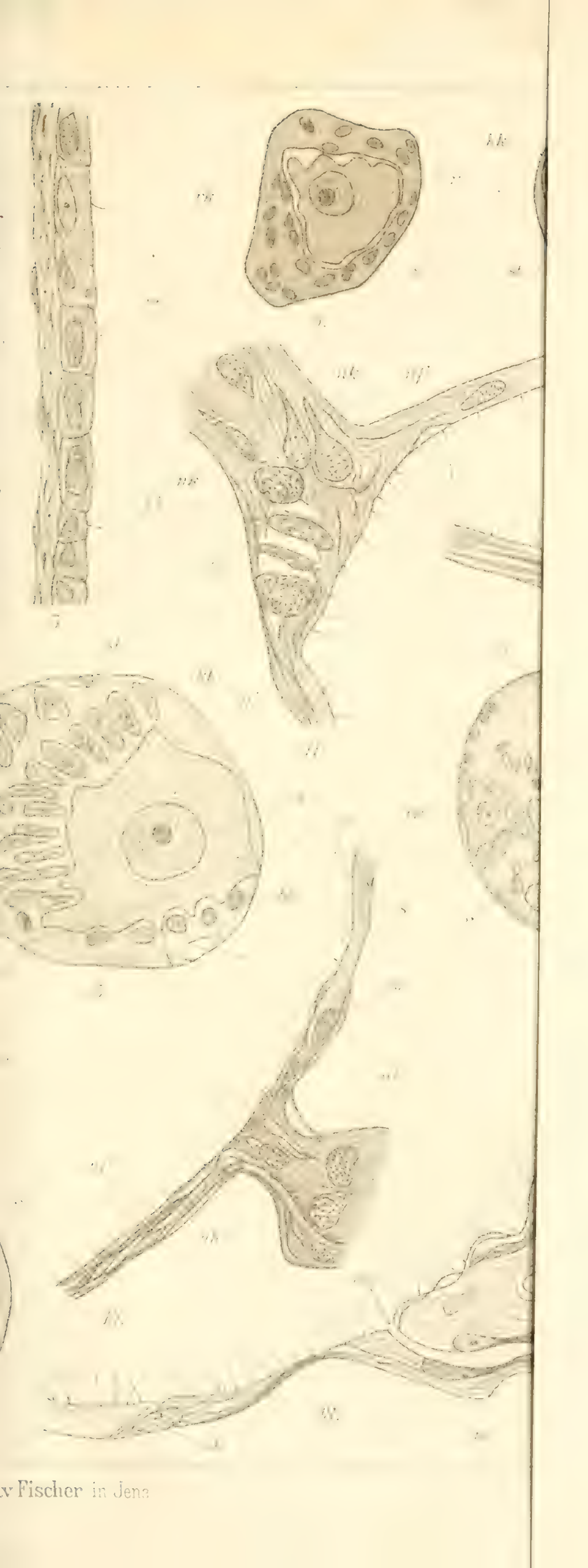






W. Schmidt gez.

Verlag von


v Fischer in Jena





Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena

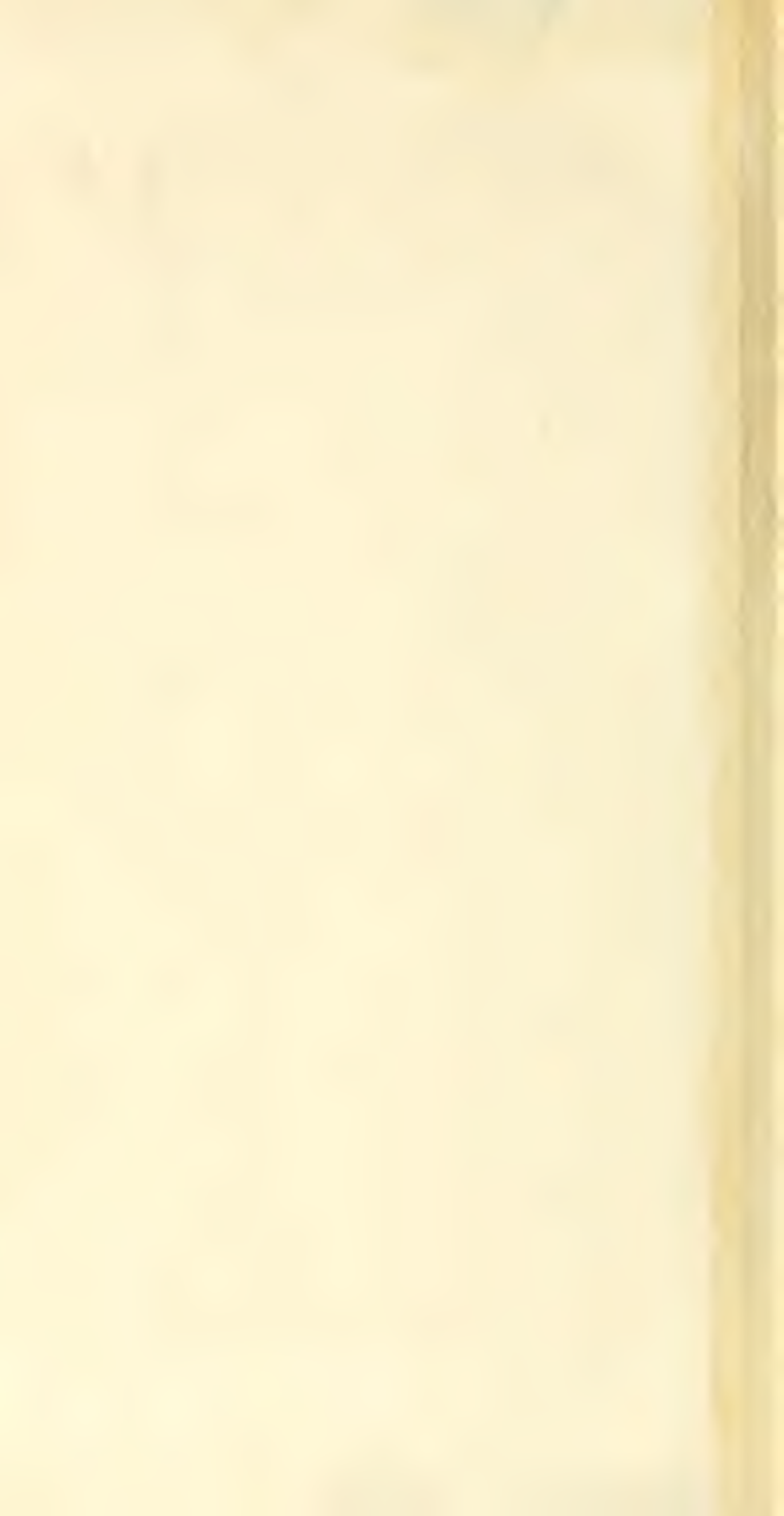




Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 3. Fig. 4.

Pohl.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.







